

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS
CENTRE D'ORSAY

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

PAR

René François Michel LE BERRE

1^{re} THÈSE : « CONTRIBUTION A L'ÉTUDE BIOLOGIQUE ET ÉCOLOGIQUE DE *SIMULIUM DAMNOSUM* THEOBALD, 1903 (Diptera, Simuliidae) ».

2^e THÈSE : PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le 20 juin 1966 devant la Commission d'examen.

MM. POSSOMPÈS, *Président,*

BERGERARD }
GRENIER } *Examineurs.*

PARIS
ORSTOM

1966

THÈSES
N° 1000
A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS
1903

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE
BIOLOGIQUE ET ÉCOLOGIQUE
DE *SIMULIUM DAMNOSUM*
THEOBALD, 1903 (Diptera, Simuliidae)

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE
MÉTÉOROLOGIQUE ET ÉCOLOGIQUE
DE L'ÉVALUATION DES
RÉSULTATS 1907-1908

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

CENTRE D'ORSAY

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES

PAR

René François Michel LE BERRE

1^{re} THÈSE : « CONTRIBUTION A L'ÉTUDE BIOLOGIQUE ET ÉCOLOGIQUE DE *SIMULIUM DAMNOSUM* THEOBALD, 1903 (Diptera, Simuliidae) ».

2^e THÈSE : PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Soutenues le 20 juin 1966 devant la Commission d'examen.

MM. POSSOMPÈS, *Président,*
BERGERARD *} Examinateurs.*
GRENIER

PARIS
ORSTOM

—
1966



TABLE DES MATIÈRES

CHAPITRE PREMIER

	Pages
Techniques utilisées.....	1
I. — ÉCHANTILLONNAGE DES POPULATIONS.....	1
A. <i>Populations préimaginales</i>	1
B. <i>Populations imaginales</i>	2
II. — DISSECTION ET EXAMEN DES FEMELLES CAPTURÉES.....	7
A. <i>Matériel utilisé, milieux d'examen</i>	7
B. <i>Techniques de dissection</i>	7
III. — ÉPANDAGES INSECTICIDES.....	8
IV. — ENREGISTREMENT DES FACTEURS CLIMATOLOGIQUES ET HYDROLOGIQUES	9
A. <i>Température</i>	9
B. <i>Hygrométrie</i>	9
C. <i>Pluviométrie</i>	9
D. <i>Pression barométrique</i>	9
E. <i>Hydrologie</i>	10
Présentation des zones d'observation.....	10
I. — ZONE DE FORÊT TROPICALE.....	10
A. <i>Généralités</i>	10
B. <i>Caractéristiques générales</i>	12
C. <i>Répartition des gîtes préimaginaux</i>	12
D. <i>Déroulement des enquêtes</i>	13
II. — SECTEUR PRÉFORESTIER.....	13
A. <i>Généralités</i>	13
B. <i>Caractéristiques générales</i>	13
C. <i>Répartition des gîtes préimaginaux et déroulement des enquêtes</i> ..	14
III. — ZONE DE SAVANE GUINÉENNE.....	14
A. <i>Généralités</i>	14
B. <i>Caractéristiques générales</i>	14
C. <i>Répartition des gîtes préimaginaux</i>	17
D. <i>Déroulement des enquêtes</i>	17

	Pages
IV. — ZONE DE SAVANE SOUDANIENNE.....	18
A. <i>Généralités</i>	18
B. <i>Caractéristiques générales</i>	18
C. <i>Répartition des gîtes préimaginaux</i>	19
D. <i>Déroulement des enquêtes</i>	19
CHAPITRE II	
INTRODUCTION.....	21
Détermination de l'âge physiologique	22
Diptères Nématocères en général.....	22
<i>Simuliidae</i> : Méthodes externes.....	24
Méthodes internes.....	24
I. — RÉSERVES ABDOMINALES.....	25
A. <i>Bibliographie</i>	25
B. <i>Observations personnelles</i>	25
C. <i>Conclusions</i>	26
II. — TUBES DE MALPIGHI.....	27
A. <i>Bibliographie</i>	27
B. <i>Observations personnelles</i>	28
C. <i>Discussion</i>	29
III. — TRACTUS GÉNITAL.....	29
A. <i>Bibliographie</i>	29
B. <i>Observations personnelles</i>	32
C. <i>Conclusions</i>	35
Étude du cycle gonotrophique	36
I. — REPAS SANGUIN.....	36
A. <i>Bibliographie</i>	36
B. <i>Observations personnelles</i>	38
C. <i>Discussion</i>	39
II. — AUTOGENÈSE.....	40
A. <i>Bibliographie</i>	40
B. <i>Observations personnelles</i>	41
C. <i>Discussion</i>	42
III. — DURÉE DU CYCLE GONOTROPHIQUE.....	42
Généralités, division en 3 phases de BEKLEMISHEV.....	42
A. <i>1^{re} phase</i>	43
B. <i>2^e phase</i>	44

	Pages
C. 3 ^e phase.....	46
D. Conclusions - Durée totale.....	48
IV. — FÉCONDITÉ DES FEMELLES.....	49
A. Généralités - Bibliographie.....	49
B. Observations personnelles.....	51
Parasites et prédateurs.....	53
I. — FORMES PRÉIMAGINALES.....	53
II. — IMAGOS.....	53
A. Prédateurs.....	53
B. Parasites.....	53

CHAPITRE III

ÉTUDE ÉCOLOGIQUE

*Première partie***Activité des imagos**

Rythme journalier de piquêre.....	57
I. — RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE.....	58
A. Age de la femelle.....	59
B. Facteurs climatologiques.....	59
II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.....	60
A. Age de la femelle.....	60
B. Facteurs climatologiques.....	62
III. — DISCUSSION.....	64
IV. — RÉSUMÉ.....	67
Lieux de repos.....	68
I. — RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE.....	68
II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.....	71
A. Techniques.....	71
B. Résultats.....	72
III. — DISCUSSION.....	75
A. Résultats globaux.....	75
B. Lieux de repos de la femelle.....	75
C. Lieux de repos du mâle.....	77
IV. — CONCLUSIONS.....	77

	Pages
Dispersion de l'imago	78
I. — GÉNÉRALITÉS SUR LE DÉPLACEMENT.....	78
A. <i>Méthodes d'étude du déplacement</i>	78
B. <i>Observations</i>	79
II. — FACTEURS INTRINSÈQUES INFLUENÇANT LE DÉPLACEMENT.....	82
A. <i>Rappel bibliographique</i>	82
B. <i>Observations personnelles</i>	84
C. <i>Résumé</i>	91
III. — FACTEURS EXTRINSÈQUES INFLUENÇANT LE DÉPLACEMENT.....	92
A. <i>Rappel bibliographique</i>	92
B. <i>Observations personnelles</i>	94
IV. — DISCUSSION.....	102
A. <i>Types d'aires de dispersion</i>	103
B. <i>Problèmes annexes</i>	104
V. — CONCLUSIONS.....	107

Deuxième partie

Dynamique des populations

Longévité des imagos	108
I. — GÉNÉRALITÉS.....	108
A. <i>Rappel bibliographique</i>	108
B. <i>Synthèse des résultats</i>	112
II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.....	113
A. <i>Méthodes d'étude</i>	113
B. <i>Résultats</i>	115
C. <i>Fluctuations accidentelles de l'âge moyen</i>	122
III. — DISCUSSION - CONCLUSIONS.....	122
A. <i>Longévité de la femelle</i>	122
B. <i>Longévité du mâle</i>	129
IV. — RÉSUMÉ.....	129
Facteurs extrinsèques influençant la dynamique des populations	131
I. — GÉNÉRALITÉS.....	131
A. <i>Rappel bibliographique</i>	131
B. <i>Synthèse des résultats</i>	133

	Pages
II. — OBSERVATIONS PERSONNELLES.....	134
A. <i>Facteurs influençant la dynamique des populations préimaginale</i> s	134
B. <i>Facteurs influençant la dynamique des populations imaginale</i> s....	154
III. — DISCUSSION.....	157
A. <i>Types de variations de populations</i>	157
B. <i>Remarques</i>	159
Conclusions	160

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

I. — INTÉRÊT ÉCOLOGIQUE.....	165
II. — INTÉRÊT ÉPIDÉMIOLOGIQUE.....	166
RÉSUMÉ	170
SUMMARY	179
BIBLIOGRAPHIE.....	187
INDEX ALPHABÉTIQUE.....	201

AVANT-PROPOS

Étant donné leur vaste répartition à travers le monde, leur biologie très particulière et leur importance économique et médicale, les Simulies constituent, à l'heure actuelle, une des familles de Diptères Nématocères les mieux étudiées.

Le mode de vie des différentes espèces qui composent cette famille est remarquablement constant et, mises à part quelques rares exceptions, correspond au schéma suivant : les larves et les nymphes, grâce à des adaptations morphologiques et physiologiques curieuses, sont fixes et ne se développent que dans un courant d'eau généralement rapide qui leur procure la nourriture, l'oxygène, etc. Les adultes se nourrissent de nectar de fleurs mais, dans l'immense majorité des cas, la femelle est dans l'obligation d'effectuer, lors de chaque cycle ovarien, un repas sanguin qui lui permettra de mener à bien le développement de ses œufs ; ceux-ci sont pondus généralement en masse gluante sur des supports végétaux ou rocheux existant dans un courant d'eau correspondant aux exigences larvaires et nymphales.

En ce qui concerne l'intérêt économique de cette famille, signalons brièvement que les femelles de différentes espèces constituent, du fait de leur pullulation et des piqûres qu'elles infligent, un véritable fléau dans certaines régions du monde (Europe centrale, Sibérie, Amériques du Nord et du Sud, etc.).

De plus, l'Onchocercose humaine, redoutable filariose aveuglante, n'est transmise, que ce soit en Afrique ou en Amérique latine, uniquement que par certaines espèces de Simuliidae.

C'est ainsi que pour l'Afrique occidentale (à l'exception de la Nigéria, territoire pour lequel nous manquons de données générales), on estime que 2.000.000 d'êtres humains, soit 1/10^e de la population globale, sont atteints de cette dangereuse maladie qui est responsable d'un nombre extrêmement élevé de cas de cécité « économique » (moins de 1/10^e de l'acuité visuelle normale), voire complète. Pour donner un exemple plus précis, signalons que la Haute-Volta compte 400.000 onchocerquiens pour 4.000.000 d'habitants ; sur ces 400.000 malades, 40.000 sont aveugles du fait de l'Onchocercose. Si l'on ajoute que tous ces aveugles sont adultes et que les populations atteintes sont, du fait de la localisation du vecteur, celles qui sont les plus rapprochées des cours d'eau, donc des terres cultivables, il est aisé de concevoir l'importance humaine et économique de cette maladie.

Depuis les remarquables travaux de BLACKLOCK, qui fut le premier à démontrer, en 1926, le rôle de la femelle de *Simulium damnosum* Th. dans la transmission de l'Onchocercose humaine en Afrique, un certain nombre de chercheurs se sont attachés à

étudier la répartition et la biologie de cette espèce qui est actuellement considérée comme le vecteur majeur de cette endémie sur le continent africain, le second vecteur *Simulium neavei* Roub. étant beaucoup plus localisé (Afrique orientale). Les résultats obtenus par les différents auteurs ont montré que l'espèce possède une aire de répartition considérable puisqu'elle est présente dans toute la région éthiopienne, à l'exception de Madagascar, des Mascareignes et des Seychelles (DE MEILLON, 1957). Les auteurs ont également montré que le mode de vie des différentes formes (larves, nymphes, imagos) correspond aux particularités grossièrement esquissées ci-dessus. Cependant, étant donné sa vaste répartition sur le continent africain et le nombre relativement faible des chercheurs qui y ont consacré leurs travaux, la difficulté de dégager une idée d'ensemble concernant cette espèce s'est rapidement manifestée. C'est donc dans le but d'approfondir les connaissances acquises, mais également d'établir une liaison entre les travaux de nos prédécesseurs, que nous avons entrepris le travail dont les résultats sont exprimés ci-dessous.

Nos recherches personnelles ont été axées principalement sur l'étude de la femelle, seul sexe hématophage ; nous pourrions voir cependant que cela nous a permis de dégager certaines conclusions concernant les différentes autres formes.

La majeure partie de ce mémoire est consacrée aux observations « écologiques » que nous avons pu effectuer. Précisons immédiatement, afin d'éviter toute controverse, que nous utilisons ce terme dans le sens que lui a donné HAECKEL dès 1866 (*in* RIOUX, 1958) : « l'écologie est la science des relations de l'organisme avec le monde extérieur environnant, c'est-à-dire, dans un sens large, la science des conditions d'existence. »

Depuis cette date, VAN DER KLAAR (1950, *in* RIOUX, 1958) a écrit : « Après, E. HAECKEL, le concept d'écologie a changé peu à peu de signification, c'est pourquoi il vaut mieux appeler désormais éthologie la science que HAECKEL dans son temps appelait écologie. »

Nous avons préféré conserver l'ancien terme.

D'autre part, il ne nous est pas apparu comme nécessaire d'utiliser au cours de cette rédaction un langage écologique trop hermétique pour le non-initié, langage qui a souvent fait, parfois à juste titre, l'objet de violentes et savoureuses critiques.

Ces recherches n'ont évidemment été possibles que grâce à l'appui et à l'intérêt qui m'ont toujours été accordés. Aussi ce m'est un agréable devoir de remercier tous ceux dont l'aide et les conseils ne me firent jamais défaut :

M. le Professeur CAMUS, Directeur Général de l'O.R.S.T.O.M. et M. le Docteur VAUCEL, Président du Comité Technique, ont bien voulu s'intéresser à mon travail et m'accorder toutes les facilités en ce qui concerne la rédaction de cette monographie ; qu'ils veuillent bien trouver ici l'expression de ma profonde gratitude.

M. le Médecin Général Inspecteur RICHET, Secrétaire Général Permanent de l'O.C.C.G.E.¹, qui fut l'un des premiers français à comprendre l'importance de l'endémie onchocercienne et qui publia sur ce sujet dès 1938, n'a pas hésité à mettre à ma disposition toute l'aide matérielle nécessaire, et je peux dire que sans celle-ci il m'eût été impossible de mener à bien ce travail. Qu'il me permette de lui affirmer toute ma respectueuse affection.

Je remercie M. le Professeur POSSOMPES qui m'a fait l'honneur de présider mon jury de thèse.

(1) Organisation de Coopération et de Coordination pour la lutte contre les Grandes Endémies.

M. le Professeur BERGERARD accepta, dès 1963, de patronner cette thèse. Depuis lors il n'a cessé de s'intéresser personnellement à mon travail. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de ma sincère reconnaissance.

M. le Docteur GRENIER, Chef de laboratoire à l'Institut Pasteur fut, dès 1945, le véritable rénovateur de l'École française d'Entomologie médicale, et c'est à lui que je dois, ainsi que tous mes collègues de l'O.R.S.T.O.M., mon initiation à cette passionnante discipline. Depuis 1960 il n'a cessé de me prodiguer ses conseils et c'est dans son laboratoire et sous sa direction permanente qu'a été rédigé ce travail. Qu'il me permette de lui manifester une fois encore toute ma reconnaissance et mon affection.

M. le Docteur OVAZZA, Chef de la section Onchocercose de l'O.C.C.G.E., supervisa mon travail sur le terrain et me prodigua sans compter les conseils et les moyens matériels qui me permirent de le mener à bien. Je lui exprime aujourd'hui toute ma gratitude et mon amitié. Je remercie également ici MM. les Docteurs LOTTE, CAUSSE et RIDET, Directeurs successifs du Centre Muraz pour l'intérêt qu'ils ont toujours pris à mon travail.

Les enquêtes menées dans le secteur préforestier et en zone de savane sèche ont été effectuées respectivement par mes collègues J. BRENGUES et G. BALAY.

M^{me} OVAZZA assura la plus grande partie des longues et indigestes séries de dissections sans lesquelles ce travail n'aurait pu être mené à bien ; MM. JUGE et ROSSOLIN effectuèrent, dans des conditions souvent difficiles, une grande partie des nombreuses enquêtes nécessitées par le repérage des gîtes préimaginaux. Je les en remercie bien sincèrement.

Je ne saurais oublier non plus mes collègues de l'O.R.S.T.O.M. - Entomologistes : J. HAMON, J. COZ, A. CHALLIER, G. VATTIER, R. SUBRA, M. GERMAIN, J.-P. EOUZAN et R. CORDELLIER ; et Hydrologues : G. GIRARD et M. COLOMBANI, pour la part active qu'ils ont pris dans ce travail.

J'ai eu de nombreuses et fructueuses discussions avec mes collègues britanniques, canadiens et soviétiques, et en particulier avec le Dr D. J. LEWIS du British Museum.

La plupart de ces contacts ont pu être réalisés grâce à l'aide matérielle de la Section des Maladies Parasitaires de l'Organisation Mondiale de la Santé, Section que dirige le Dr N. ANSARI.

Le travail sur le terrain n'aurait pu être entrepris sans le dévouement et la compétence de mon personnel de capture et particulièrement de MM. Idrissa DIALLO, Christophe DEDEWANOU et Guindo PATON.

Cette monographie a été éditée par les soins du service central de documentation de l'O.R.S.T.O.M. ; les illustrations ont été effectuées dans leur totalité par le service cartographique de l'O.R.S.T.O.M.

Enfin, il me faut dire que, sans les multiples sacrifices que se sont imposés mes parents, et sans l'affection et le dévouement de ma femme, ce travail n'aurait pu être mené à bien.

CHAPITRE PREMIER

TECHNIQUES UTILISÉES ET PRÉSENTATION DES ZONES D'ÉTUDES

TECHNIQUES UTILISÉES

I. ÉCHANTILLONNAGE DES POPULATIONS

Étant donné l'impossibilité dans laquelle se trouve l'écologiste de terrain d'étudier la totalité des individus composant une population, le premier problème à résoudre est d'obtenir, par un procédé quelconque, une fraction représentative de cette population.

La présentation des nombreuses méthodes d'échantillonnage utilisées en vue de l'étude des populations animales et végétales sort du cadre de ce travail, et nous nous contenterons de présenter les différentes techniques utilisées pour les Diptères Nématocères hématophages, et plus particulièrement les Simuliidae.

Pour ces Diptères, deux principes se sont fait jour, selon que les estimations ont été effectuées à partir des stades préimaginaux, ou des imagos et principalement des femelles, seul sexe hématophage.

A. Populations préimaginales.

En ce qui concerne les Culicidae, nous citerons pour mémoire la technique de Rioux (1958) qui consiste à évaluer la densité des populations de moustiques, en effectuant, à l'aide d'un filet calibré, une série normalisée de prélèvements dans les gîtes préimaginaux.

Les formes préimaginales de Simuliidae étant fixées sur des supports de différents types (végétation aquatique ou immergée, socles rocheux), cette méthode de prélèvement par l'intermédiaire d'un filet ne peut évidemment pas être utilisée.

Cependant, WANSON, COURTOIS et LEBIED (1949, p. 375), ont étudié les variations saisonnières des populations de *S. damnosum* peuplant les gîtes situés sur le fleuve Congo, par dénombrement des larves et nymphes sur certains supports végétaux naturels bien

localisés. Par la suite, d'autres auteurs se sont attachés à améliorer cette technique sommaire en disposant, dans le courant, au niveau des gîtes préimaginaux, différents types de supports artificiels :

— Cônes de métal ou de matière plastique présentant certaines caractéristiques (forme, grandeur, inclinaison, couleur, etc.).

Cette technique, utilisée par WOLFE et PETERSON (1958) et WILLIAMS et OBENG (1962) pour différentes espèces paléarctiques et néarctiques, a procuré à ces auteurs, de bons résultats en ce qui concerne les particularités suivantes : — étude des variations saisonnières dans la densité des populations ; — étude de la migration des jeunes larves à partir de leur lieu d'éclosion ; — estimation des résultats au cours des campagnes larvicides, par comparaison des densités de populations larvaires peuplant ces cours avant et après le passage de la solution insecticide.

— Longues bandes de polyéthylène flottant à la surface de l'eau, également utilisées par WILLIAMS et OBENG (*loc. cit.*). Les résultats obtenus sont, d'après ces auteurs, comparables aux précédents.

— Autres types de supports.

TIMOFEEVA et coll. (1962), en Sibérie, ont employé divers types de supports artificiels fixés sur des flotteurs placés dans le courant. Ces supports amovibles ont permis une bonne estimation des résultats obtenus dans les campagnes larvicides de grande envergure entreprises dans certaines régions de la Sibérie du Nord. Malgré ces résultats satisfaisants, nous n'avons pas, pour notre part utilisé de manière suivie de tels procédés, et ceci pour les raisons suivantes :

Dans certaines de nos zones d'étude, les fluctuations brutales et de grande amplitude du niveau des cours d'eau ne nous auraient pas permis l'utilisation *permanente* (condition indispensable) des cônes métalliques, bandelettes, etc.

D'autre part, de tels procédés d'échantillonnage ne traduisent absolument pas les phénomènes écologiques particuliers aux imagos tels que les variations de dispersion ou de longévité (chap. III : p. 78 et 123).

Enfin et surtout, la mise en place de tels supports artificiels modifie profondément les variations naturelles de densité de populations, puisqu'ils éliminent certains facteurs limitants tels que les fluctuations saisonnières du niveau des cours d'eau (chap. III : dynamique des populations, p. 134).

Ces supports artificiels placés dans le courant n'ont donc pas été utilisés de manière permanente en ce qui concerne notre étude écologique des populations de *S. damnosum*.

Nous avons cependant, en certaines occasions, utilisé une technique sommaire, comparable à celle de WANSON et coll. (1949), afin d'évaluer les résultats des campagnes larvicides par comparaison du peuplement de certains supports avant et après le passage de la solution insecticide.

B. Populations imaginale.

Nous allons passer en revue, très rapidement, les différentes méthodes utilisées dans le dénombrement des populations imaginale de Simuliidae.

1° Capture des imagos d'éclosion.

La technique qui consiste à disposer une cage au-dessus du gîte préimaginal afin d'étudier les variations de densité des imagos d'éclosion a été utilisée par IDE (1940),

D. M. DAVIES (1950) et MARR (1962), ce dernier auteur pour *S. damnosum*, au Ghana. Des relevés effectués régulièrement ont procuré à ces auteurs des résultats satisfaisants, notamment en ce qui concerne l'étude des rythmes journaliers d'éclosion chez les différentes espèces étudiées. Étant donné l'épuisement rapide des populations pré-imaginales emprisonnées, et l'impossibilité de renouvellement de ces populations, cette méthode ne peut cependant être utilisée avec profit pour l'étude de la dynamique des populations.

2° Capture des imagos en vol.

D. M. DAVIES (1952) a effectué au Canada de nombreuses et intéressantes observations sur *Simulium venustum* Say, par capture, au filet entomologique, de femelles et de mâles évoluant à proximité de leurs gîtes préimaginaux. L'auteur écrit : « These 'sweep' collections were averaged to reduce individual or daily variations which might have obscured the seasonal change in population. »

En ce qui concerne *S. damnosum*, nous avons utilisé cette technique dans nos tentatives de détermination des lieux de repos et d'attente des imagos. Nous verrons (chap. III : lieux de repos, p. 72) que les résultats obtenus n'ont pas été très satisfaisants.

3° Captures dans les lieux de repos.

Cette méthode a procuré d'excellents résultats à de nombreux auteurs ayant travaillé sur les Culicidae. Pour *S. damnosum*, ainsi d'ailleurs que pour la majorité des espèces de Simuliidae, les lieux de repos des adultes sont peu connus et très mal localisés, ce qui rend cette technique inutilisable en vue de l'échantillonnage des populations imaginaires.

4° Captures par piégeage.

a) Pièges gluants : le piège de BROADBENT et coll. (1948), constitué par un cylindre enduit de glu et disposé en différents endroits a été utilisé par L. DAVIES (1957 a). Nous avons, en ce qui nous concerne, utilisé ce type de piège dans nos tentatives de détermination des lieux de repos ou d'attente des imagos ;

b) Pièges mécaniques : TIMOFEEVA et coll. (1962) ont utilisé en Sibérie, le piège de SKUFINE, dont il nous a été impossible de retrouver la description dans la littérature. Apparemment, ce piège constitue une excellente technique puisque, par son intermédiaire, 12.000 adultes de *Simulium* sp. ont pu être capturés par heure, et ceci jusqu'à des distances importantes des gîtes préimaginaux ;

c) Piégeage par silhouettes : un procédé également fort intéressant a été mis au point par WENK et SCHLÖRER (1963). Ces auteurs ont utilisé des silhouettes mobiles de différents animaux (cheval, oiseau) et ont pu attirer ainsi de nombreux imagos d'espèces paléarctiques. Cette méthode exige cependant qu'un opérateur, dissimulé à l'intérieur de la silhouette, capture ces imagos à mesure qu'ils se présentent sur le piège ;

d) Piège lumineux : de nombreux types de pièges lumineux ont été utilisés et les résultats obtenus sont très variables, selon l'insecte auquel on s'intéresse. A ce sujet, signalons que les Diptères Nématocères sont généralement peu attirés par les différents pièges lumineux, et ceci malgré leur phototropisme positif. En ce qui concerne les Simuliidae, peu de résultats apparaissent dans la littérature, à l'exception de ceux de DALMAT (1955), de WILLIAMS et coll. (1957) et de LAMONTELLERIE (1963).

Nous avons personnellement utilisé ce procédé, non pas dans le but d'échantillonner les populations, mais afin de préciser, dans la mesure du possible, les lieux de repos

nocturnes des imagos durant certaines périodes de leur vie (chap. III : lieux de repos, p. 74). Le piège que nous avons confectionné était constitué d'un cadre de bois de forme cubique (40 cm d'arête) englobant une ampoule à vapeur de mercure de 150 watts ; sur le cadre était fixée une enveloppe de polyéthylène translucide et le tout était installé sur un plateau émaillé contenant une mince pellicule d'eau. Le courant électrique était fourni par un groupe électrogène de 2 KVA.

Étant donné le but de notre enquête (examen de l'état physiologique des individus attirés), les imagos de simules étaient capturés à l'aide de tubes de verre dès leur arrivée sur le piège, afin qu'ils ne soient pas desséchés par la chaleur intense dégagée par l'ampoule électrique, ce qui les aurait rendu impropres à la dissection (cf. ci-dessous, p. 7).

Étant donné les difficultés de transport du groupe électrogène, nous n'avons pu utiliser ce piège qu'en de rares occasions, soit à proximité des gîtes préimaginaux, soit à différentes distances de ceux-ci ;

e) Pièges olfactifs : nous nous contenterons de mentionner ici les observations de FALLIS et SMITH (1964) qui ont pu observer le pouvoir attractif de certaines substances chimiques (CO₂ et extraits de glandes anales de certains oiseaux ansériformes). Cette technique, très prometteuse, est encore trop récente pour avoir fait l'objet, de notre part, d'expérimentations suivies.

5° Captures sur appâts au moment du repas sanguin.

Les femelles de Diptères Nématocères hématophages présentent la particularité d'effectuer, en certaines périodes de leur vie, un repas de sang indispensable à la maturation de leurs œufs. Cette particularité a naturellement été mise à profit par les différents chercheurs¹, et le procédé consistant à capturer les femelles venant se gorger sur appât humain ou animal constitue, encore à l'heure actuelle, la méthode d'échantillonnage la plus largement utilisée en ce qui concerne cette catégorie d'Insectes.

a) Nature de l'appât.

Appât animal : de nombreuses captures ont été effectuées sur appât animal, notamment par DALMAT (1955) pour plusieurs espèces néotropicales, et par DAVIES (1957b) pour *Simulium ornatum* Mg.

En ce qui concerne *S. damnosum*, CROSSKEY (1955) et CRISP (1956) ont utilisé différents mammifères : bovidés, canidés, etc.

Pour notre part, nous avons également capturé, mais jamais de manière continue, sur certains animaux domestiques : chien, chèvre (cf. chap. II, p. 39).

Appât humain : si l'utilisation de l'homme en tant qu'appât est difficile à envisager, du moins de manière continue, dans les régions développées de l'Ancien et du Nouveau Monde, il n'en va pas de même en ce qui concerne les différentes régions de l'Afrique intertropicale : en effet, étant donné le faible revenu individuel des habitants de ce continent, la « situation » de captureur (« fly-boy » des auteurs anglo-saxons) est relativement lucrative et il n'existe pas encore, loin s'en faut, de difficultés de recrutement. C'est la raison pour laquelle tous les chercheurs ayant étudié les Insectes vecteurs de maladies humaines dans cette partie du globe ont utilisé cette méthode d'échantillonnage par récoltes sur appât humain.

En ce qui nous concerne, nous avons pu bénéficier d'une équipe relativement

(1) DETINOVA (1963, p. 99) écrit à ce sujet : « ... il est en outre très probable que les chiffres recherchés pourraient être évalués avec plus de sûreté si l'on pouvait examiner un groupe uniforme de moustiques, par exemple des femelles à jeun attaquant leur proie. »

importante de captureurs, ce qui nous a permis de multiplier les captures dans l'espace (captures simultanées à différentes distances des gîtes préimaginaux) et dans le temps (intervalles très rapprochés entre les séances de captures) ;

b) Méthode de captures.

Les captures ont été effectuées par prélèvement direct, au tube de verre, des femelles venant se poser sur l'animal ou sur l'homme servant d'appât. En effet, étant donné le rythme d'activité strictement diurne des femelles de *S. damnosum* (chap. III : rythme journalier de piqure, p. 58) nous n'avons pas utilisé les différents systèmes de moustiquaire-piège mis au point par les chercheurs s'intéressant aux Culicidae (pour tout ce qui concerne ces dernières méthodes et les résultats qu'elles ont procurés, se reporter au travail d'HAMON, 1964).

Les captures sur animaux étaient effectuées par prélèvement direct des femelles venant se poser sur ceux-ci.

Pour les captures sur appât humain, différents procédés ont été utilisés par les auteurs : captureurs, récoltant les femelles sur un de leurs collègues immobiles ; récoltes effectuées sur lui-même par chacun des captureurs¹.

La technique de capture sur appât humain que nous avons personnellement utilisée est la suivante :

Chaque équipe est constituée de deux captureurs dont l'un, choisi pour son sérieux, sa bonne volonté, et le fait qu'il sache lire et écrire, constitue le responsable. Chacun des deux équipiers capture durant deux heures successives puis est ensuite « relevé » par un camarade ; il s'établit ainsi un roulement durant toute la période de travail. Les captures sont effectuées à l'aide de petits tubes de verre (tubes à hémolyse) qui présentent l'inconvénient d'être fragiles surtout dans les conditions d'utilisation et de transport en brousse et sur les pistes africaines, mais offrent l'avantage, sur les tubes de matière plastique, de rester transparents.

Chaque captureur possède donc une certaine quantité de tubes et capture sur lui-même les femelles de *Simulies* qui se présentent, chaque tube ne comportant généralement qu'une seule femelle. Ce tube, rebouché, est donné au chef d'équipe qui note, sur le bouchon de liège, l'heure exacte de capture ; le tube est ensuite placé dans un plateau entre deux couches de coton hydrophile constamment humidifié. Étant donné la localisation basse des piqures de femelles de *S. damnosum*, les captureurs ont toujours les jambes et les pieds nus ;

c) Lieux de captures.

Les captures ont été effectuées en de nombreuses localités dont nous donnerons le détail ci-dessous (Présentation des zones d'étude, p. 10).

Dans chaque localité de capture, celles-ci étaient généralement effectuées à l'abri du soleil et, dans la mesure du possible, à une certaine distance des populations indigènes fréquentant les points d'eau, gués, etc., ceci de manière à éviter la « dilution » des populations simulidiennes et, *surtout*, le manque d'attention des captureurs qui pourraient être tentés de « palabrer » avec ces populations ;

(1) Il convient de tenir compte du fait que toutes les femelles qui se posent sur appât ne se présentent pas automatiquement pour prendre un repas sanguin immédiat. Ce problème, fort bien étudié par D. M. DAVIES (1952) et L. DAVIES (1957 a) fera par ailleurs l'objet d'une discussion détaillée (chap. III : Longévité, p. 115).

d) Périodes de captures.

Chaque lieu de capture a fait l'objet de nombreuses visites dont nous exposerons les détails ultérieurement.

Contrairement à de nombreux auteurs qui n'ont effectué d'observations qu'à certaines heures du jour, nos captures ont été poursuivies durant toute la période d'activité journalière des femelles de *S. damnosum*, c'est-à-dire de l'aube au crépuscule. En effet, étant donné les variations journalières que l'on observe dans l'apparition des femelles (chap. III : rythme journalier de piqûre, p. 58), nous estimons que cette méthode est la seule susceptible de procurer un échantillonnage représentatif de la population totale.

Lorsque la densité des populations devenait trop importante, nous avons renforcé, d'un membre supplémentaire, l'équipe normale de manière que toutes les opérations (capture, notation de l'heure, mise immédiate en milieu humide et frais, soient effectuées rapidement. Nous utiliserons, dans la suite de notre exposé, l'unité : femelle/jour/capteur¹, contrairement à la plupart des auteurs anglo-saxons qui utilisent l'unité : femelle/heure/capteur (fly/boy/hour), qui, nous le verrons (chap. III : rythme journalier de piqûre, p. 58) ne traduit absolument pas les variations de densité de piqûre qui existent au sein d'une même journée ;

e) Surveillance du personnel.

Le facteur personnel inhérent à chaque capteur ou équipe de capture est naturellement primordial en ce qui concerne cette méthode d'échantillonnage sur appât humain.

Le « rendement » de chaque capteur serait à considérer de très près, mais il est cependant lui-même sujet à de nombreuses variations : état de santé, préoccupations familiales, etc. Il est donc impossible d'éliminer le facteur individuel et de considérer de manière absolue les résultats procurés par chaque individu ; seule une exploitation globale des résultats ainsi que la multiplication des observations sont susceptibles de procurer des données utilisables.

Si quelques auteurs (CRISP, 1956, p. 65) ont pu constater une certaine mauvaise volonté de la part de leur personnel de capture, nous n'avons jamais eu à nous plaindre du nôtre, bien au contraire. Celui-ci a en effet montré, durant les trois années d'enquêtes, une ardeur au travail et une bonne volonté dont nous le remercions bien volontiers ici² ;

f) Transport du matériel capturé.

Nous avons mentionné ci-dessus que les tubes contenant les femelles capturées étaient rapidement placés dans un plateau, entre deux couches de coton hydrophile humide, afin d'éviter la dessiccation qui se produit très rapidement dans les zones tropicales, surtout durant la saison sèche. Ces plateaux, placés dans la mesure du possible dans un endroit frais et humide, étaient, à la fin de la journée de capture, ramenés dans les meilleurs délais au laboratoire où ils étaient mis immédiatement dans un réfrigérateur. En dépit de toutes ces précautions, un certain nombre de récoltes se sont avérées inutilisables pour la dissection et nous n'avons malheureusement pu en tenir compte dans l'exploitation de nos résultats.

(1) Nombre de femelles capturées par jour et par capteur.

(2) Nous n'avons pas oublié les déplacements effectués par ces collaborateurs, dans des conditions très souvent pénibles (longs déplacements sous la pluie ou sous le soleil, durant les jours fériés, etc...). Nous n'oublierons pas non plus l'esprit d'abnégation de certains d'entre eux, grands fumeurs, qui, pour ne pas perturber les résultats, en étaient réduits à mâcher leur tabac.

Lorsque le lieu de capture était situé à une trop grande distance du laboratoire, nous avons entrepris la dissection et l'examen extemporané des femelles sur les lieux même de leur capture, ce qui n'a pas été sans entraîner de nombreuses difficultés : transport du matériel optique, de batteries d'accumulateurs alimentant les sources d'éclairage, etc.

II. DISSECTION ET EXAMEN DES FEMELLES CAPTURÉES

La dissection et l'examen des femelles capturées ont été entrepris dans le but de déterminer certaines de leurs particularités physiologiques, et notamment leur âge.

A. Matériel utilisé ; milieux d'examen.

Matériel optique : les dissections ont été effectuées sous la loupe binoculaire. L'examen des exemplaires disséqués était ensuite effectué au microscope. L'éclairage artificiel indispensable à ces dissections et examens était procuré soit par le secteur, soit par une série de batterie d'accumulateurs que nous transportions lors de nos différents déplacements.

Les milieux de dissection et de montage en vue des examens extemporanés ont été les suivants :

- Eau physiologique à 7‰ ;
- Formol à 3,5 % (10 % de la solution Codex).

Cette dernière solution présente l'inconvénient de tuer immédiatement les organismes qui y sont plongés, mais ceci est compensé, dans une certaine mesure, par l'excellente fixation qu'elle procure ; le lutage immédiat de la préparation à l'aide de vernis cellulosique (colle cellulosique ou vernis à ongles, par exemple) permet alors de conserver ces pièces en vue d'un examen ultérieur plus approfondi. Signalons que nous possédons à l'heure actuelle de nombreuses lames préparées il y a deux à trois ans, qui sont encore intactes et parfaitement lisibles.

— En ce qui concerne les milieux de montage en vue d'une conservation plus définitive de différentes pièces anatomiques particulièrement intéressantes, nous avons utilisé, après une fixation au formol, le P.V.A. : Rhodoviol 4/125P (BS 125 de l'ancienne nomenclature) + acide lactique + Phénol (cf. GRENIER et TAUFFLIEB, 1952).

Des organes très fragiles (ovarioles, tubes digestifs) conservés selon cette technique sont encore en excellent état de conservation deux ans après leur inclusion.

B. Technique de dissection.

La technique utilisée pour la dissection a été celle de LEWIS (1957).

Une incision, effectuée à l'aide d'aiguilles montées, permet de séparer la tête et le thorax d'une part, l'abdomen d'autre part.

1° Tête et thorax.

Lorsque la série d'examens comprenait l'étude du taux d'infestation par *Onchocerca volvulus* Leuckart, la tête et le thorax ont été disséqués séparément.

Lorsque notre travail ne comportait pas un tel examen (trop grande abondance

de femelles, précautions que nécessite la dissection si l'on veut obtenir des résultats valables), seule la partie abdominale de la femelle a été disséquée.

2° Abdomen.

Les organes suivants ont fait l'objet de nos examens :

a) Tube digestif :

Intestin moyen postérieur : présence ou absence de sang frais ou en voie de digestion.

Intestin postérieur, rectum : présence ou absence de sang résiduel ; ce dernier examen n'a été effectué qu'en de rares occasions (chap. II : cycle gonotrophique, p. 47).

Diverticule œsophagien : présence ou absence de repas de jus sucré (nectar de fleurs) ; cet examen, rendu délicat par le fait que ce diverticule est très souvent endommagé lors de la dissection, n'a été également entrepris qu'en certaines occasions ;

b) Appareil excréteur : présence ou absence de substances d'excrétion dans les tubes de Malpighi ; régression de ces substances en fonction de l'âge physiologique (chap. II, p. 27) ;

c) Corps gras abdominal : présence ou absence de réserves abdominales ; estimation sommaire des quantités de corps gras ;

d) Appareil génital :

— Ovaires : l'examen des ovaires, dilacérés de manière à isoler les ovarioles, nous a permis de mettre en évidence les caractéristiques suivantes :

- présence ou absence de reliques de ponte ;
- présence ou absence de follicules dégénérés ;
- présence ou absence d'œufs résiduels.

— Spermathèque : quelques séries de dissections ont également comporté l'examen de la spermathèque, afin de déterminer la présence ou l'absence de spermatozoïdes dans cet organe.

Ce dernier examen nécessite également de telles précautions qu'il n'a pu être effectué systématiquement à chaque série de dissections.

— Parasitisme général : en plus d'*O. volvulus*, l'examen des différents organes nous a permis de mettre en évidence, chez les femelles examinées, un certain nombre de parasites appartenant à différentes espèces (chap. II : parasitisme, p. 55).

Les différents résultats obtenus ont été reportés sur une fiche spéciale que nous avons mise au point avec LAMONTELLERIE (1961, non publié).

III. ÉPANDAGES INSECTICIDES

Nous avons effectué plusieurs séries d'épandages larvicides dans le but d'étudier certaines particularités biologiques ou écologiques des formes préimaginales ou imaginaires (chap. III : longévité, p. 113). Notre intention n'étant pas de présenter ici le détail des différentes expérimentations, nous n'en donnerons que les caractéristiques principales :

L'insecticide utilisé a été le DDT en solution émulsifiable (densité 0,965) mis au point par OVAZZA (*in* BLANC et coll., 1958) à des doses s'échelonnant, selon les conditions d'utilisation, entre 0,2 et 1 ppm (ppm = parties par million), la durée de

chaque épandage variant de 30 à 90 minutes. L'intervalle entre les différents épandages qui doit être, rappelons-le, inférieur à la durée de vie larvaire a été fixé à 10 jours, ce qui nous a procuré d'excellents résultats. La durée totale de chacune des séries d'épandages n'a jamais été inférieure à 40 jours, ce qui est nettement supérieur à la durée de vie maximum des femelles de cette espèce (chap. III : longévité, p. 122).

IV. ENREGISTREMENT DES FACTEURS CLIMATOLOGIQUES ET HYDROLOGIQUES

En ce qui concerne les caractéristiques climatologiques générales propres à chaque région étudiée, nous avons bénéficié des enregistrements effectués par les Services météorologiques officiels de Haute-Volta et de Côte d'Ivoire.

L'enregistrement des variations microclimatiques particulières aux localités dans lesquelles étaient faites les captures a été effectué de la manière suivante :

A. Température.

Thermographe : un thermographe était placé près du lieu de capture, à l'abri des rayons solaires. Cependant l'influence de la température sur le comportement des femelles de *S. damnosum* possède une telle importance (chap. III : rythme journalier de piqure, p. 62) que les résultats procurés par cet appareil se sont rapidement avérés insuffisants.

Thermomètre à mercure : l'utilisation du thermomètre à mercure, d'une sensibilité très nettement supérieure à celle du thermographe, nous a permis de préciser certains points de l'écologie de la femelle. Ce thermomètre étant également disposé très près du capteur, la lecture de la température était effectuée à des intervalles réguliers (15 minutes, sauf exceptions mentionnées ci-dessous) par le chef d'équipe. Les résultats étaient consignés sur une fiche.

De plus, ce même thermomètre servait également à mesurer la température de l'eau des gîtes préimaginaux lorsque les captures étaient effectuées près de ceux-ci.

Cette température était prise : à 7 heures, dès l'arrivée du personnel sur les lieux de capture, à 12 heures, à 18 heures avant le départ de l'équipe. Les lectures étaient effectuées, après immersion de 15 minutes, le thermomètre baignant entièrement dans l'eau.

B. Hygrométrie.

L'hygrométrie a été enregistrée en chaque point de capture, par un hygrographe, cet appareil procurant une précision suffisante.

C. Pluviométrie.

Les données quantitatives nous ont été procurées par les Services météorologiques nationaux.

D. Pression barométrique.

Malgré l'influence que possèdent les variations de pression barométrique sur le comportement des Insectes (chap. III : rythme journalier de piqure, p. 59), nous n'avons pu enregistrer de manière régulière les variations propres à chaque point de capture.

E. Hydrologie.

Les variations de niveau et de débit des cours d'eau sur lesquels sont installés les gîtes préimaginaux présentent un intérêt capital en ce qui concerne l'étude écologique des Simuliidae.

Nous avons pu bénéficier à ce sujet de la précieuse collaboration des Services hydrologiques de Haute-Volta et de Côte d'Ivoire, dirigés par nos collègues de l'O.R.S.T.O.M., dont la connaissance approfondie des différents cours d'eau sur lesquels nous avons effectué nos recherches nous a été du plus grand secours. En effet, le nombre important de mesures enregistrées en de nombreux points par ces services, nous a permis de suivre, avec une grande précision, les fluctuations de niveau et de débit propres à la plupart des gîtes que nous avons étudiés.

PRÉSENTATION DES ZONES D'OBSERVATIONS

La carte ci-jointe (fig. 1) nous montre la localisation, en Afrique occidentale, de nos différentes zones d'observations.

I. ZONE DE FORÊT TROPICALE

A. Généralités.

Nos recherches ont été effectuées dans la région de Tiassalé (Côte d'Ivoire ; 5°40 N. - 4°50 O. ; fig. 2). Une prospection préliminaire nous avait en effet montré que cette région satisfaisait aux conditions suivantes :

— Existence d'une population de *S. damnosum* suffisamment importante pour que l'enquête soit significative. Les observations effectuées par plusieurs de nos collègues à la faveur d'enquêtes sur d'autres vecteurs avaient permis de mettre en évidence l'existence de très nombreux gîtes préimaginaux de *S. damnosum* sur les fleuves Sassandra et Bandama ainsi que sur plusieurs de leurs affluents principaux (N'Zi, Davo, etc.).

Une prospection personnelle de la Comoë nous a également permis de situer sur celle-ci de très nombreux gîtes préimaginaux de cette espèce.

— Présence d'une végétation représentative d'une région de grande forêt. L'existence, aux abords des fleuves considérés, de nombreuses forêts classées, nous a paru répondre de façon satisfaisante à cette seconde condition.

— Situation à une distance raisonnable de Bobo-Dioulasso, de manière à :

- établir une présence fréquente sur les gîtes,
- réduire le plus possible les problèmes de transport (frais, durée, nombre de véhicules).

La région de Tiassalé, satisfaisant à ces différentes conditions, a été choisie pour notre enquête.

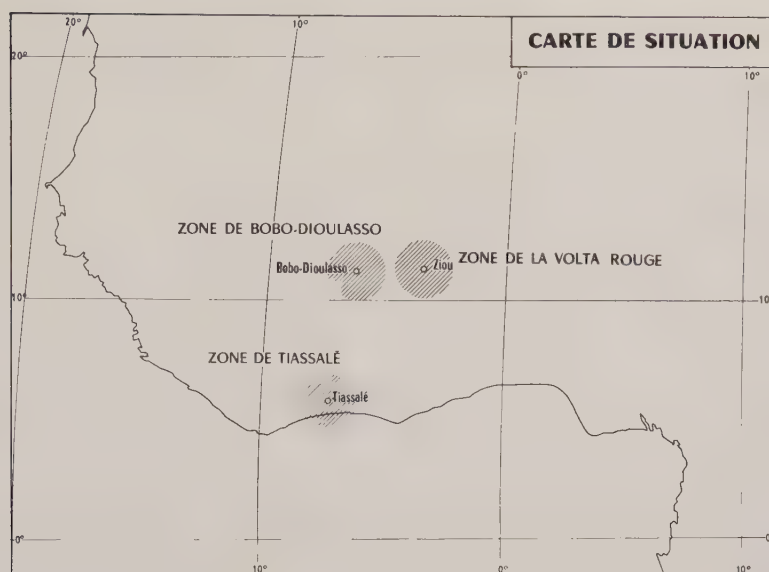


Fig. 1. — Situation en Afrique Occidentale, des différentes zones d'études : — zone de la Volta rouge : savane soudanienne ; — zone de Bobo-Dioulasso : savane soudanienne et savane guinéenne (limite nord) ; — zone de Tiassalé : forêt tropicale.

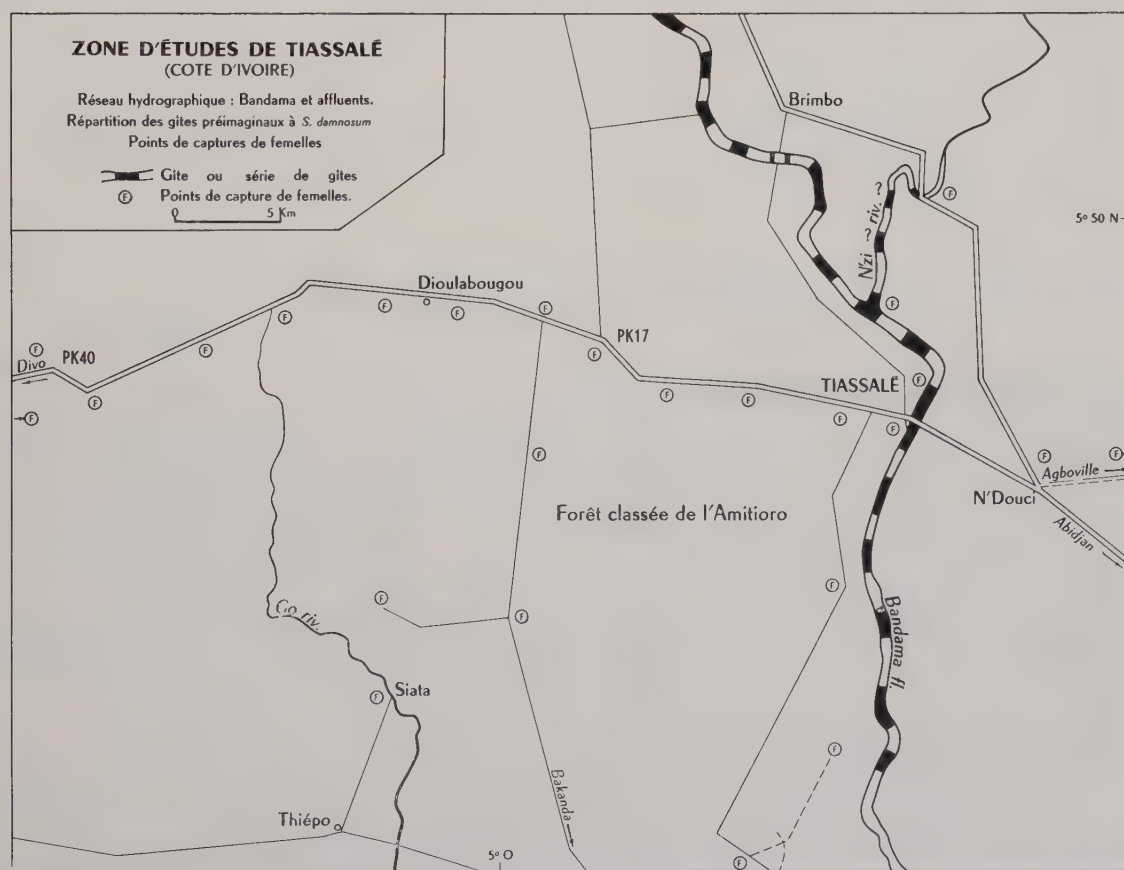


Fig. 2. — Zone d'études de Tiassalé.

B. Caractéristiques générales.

1° Climatologie. L'échelonnement des saisons est le suivant :

- Grande saison sèche : décembre à mars ;
- Grande saison des pluies : avril à juillet ;
- Petite saison sèche : mi-août à mi-septembre ;
- Petite saison des pluies : mi-septembre à novembre.

a) Température : les relevés de température effectués en zone forestière ne traduisent pas de variations importantes. Pour Tiassalé, la moyenne diurne annuelle est approximativement de 26° C. et les moyennes diurnes mensuelles sont situées entre 24°5 et 27°5 ;

b) Hygrométrie : la moyenne diurne annuelle d'humidité relative est de 80 %, les moyennes mensuelles n'étant pas inférieures à 75 % ; les variations annuelles du déficit de saturation sont faibles ;

c) Précipitations : les précipitations sont assez importantes. Par an, la hauteur moyenne de pluie est de 1.350 mm, avec un maximum en juillet et un minimum en janvier.

2° Végétation.

Cette région est située dans la zone de forêt dense humide semi-décidue (« moist semi-deciduous forest » des auteurs anglo-saxons) telle que l'a définie le Conseil scientifique inter-africain (*in* TROCHAIN, 1957). Elle se caractérise par la présence de grands arbres partiellement caducifoliés, le sous-bois étant sempervirent. Bien que pratiquement intacte sur de grandes superficies (forêts classées de l'Amitioro, Divo, Sokrobo, etc.) elle est actuellement fortement entamée par les exploitations forestières. En ce qui concerne les cultures, il existe d'importantes plantations de : caféiers, cacaoyers, bananiers, ananas.

3° Hydrologie.

Le fleuve Bandama, dont la largeur moyenne est de 400 m, subit d'importantes variations de débit. Le débit moyen annuel est approximativement de 400 m³/sec., la crue se situant en octobre, l'étiage en mars (chap. III : variations saisonnières, p. 135).

C. Répartition des gîtes préimaginaux (fig. 2).

Le fleuve Bandama comporte de très importants gîtes à *S. damnosum*. Ces gîtes sont situés, en saison sèche, au niveau de rupture de pentes peu accentuées mais très nombreuses sur l'ensemble du cours (failles dans le socle cristallin) ; la disparition, du fait de la montée des eaux, de ces accidents de terrain en saison des pluies, est compensée par l'accroissement de la vitesse du courant ; l'espèce trouve donc, tout au long de l'année, des conditions favorables à son installation. D'autre part, les variations de niveau du fleuve sont lentes et ne donnent pas lieu à la destruction subite des gîtes préimaginaux par « noyade » des larves et des nymphes sous de trop grandes profondeurs d'eau.

La zone des gîtes, sur le Bandama, s'étend :

- au sud de Tiassalé, sur 25 km ;
- au nord de Tiassalé, où une prospection par voie aérienne nous a permis de mettre en évidence de nombreux gîtes jusqu'à 40 km de cette localité.

Nous ne connaissons pas le fleuve au-delà, mais la zone des rapides semble se prolonger très haut vers le nord.

Le N'Zi, affluent gauche du fleuve, comporte également quelques gîtes larvaires.

Les autres affluents ne possèdent, du fait de leur faible débit, aucun gîte à *S. damnosum*.

Les rivières et les fleuves adjacents nous ont posé de multiples problèmes. En effet, s'il est relativement aisé de prospecter une rivière de savane ou un grand fleuve, il n'en est pas de même pour les petits cours d'eau de grande forêt, enfouis sous la végétation et qu'il est impossible de prospecter tant par les rives que par le recours à une embarcation.

La rivière Go, parallèle au Bandama, est située à 30 km à l'ouest de celui-ci ; il est possible d'y accéder en trois points aux abords desquels nous n'avons pu mettre en évidence que des espèces comme *Simulium unicornutum* Pom., vivant dans les courants très lents. Un rétrécissement du cours de cette rivière, dans sa partie aval, ne provoque pas de vitesse de courant supérieure à 40 cm/sec. alors que le minimum accepté par *S. damnosum* est de 60-70 cm/sec. On peut donc en déduire que ce cours d'eau ne comporte pas de gîtes à *S. damnosum*. Étant donné la distance qui sépare les deux cours d'eau (70 km) la rivière Agnéby, coulant à l'est du Bandama, parallèlement à celui-ci, n'a pas été prospectée.

D. Déroulement des enquêtes.

L'enquête annuelle s'est déroulée de mars 1963 à avril 1964. Étant donné la distance séparant cette zone de notre laboratoire (750 km), les enquêtes partielles n'ont pu y être entreprises que chaque mois, chacune d'entre elles comportant en moyenne 10 journées de captures ; seul, le déplacement d'août-septembre nous a permis d'effectuer une observation continue portant sur trois semaines de captures et de dissections.

Mentionnons que les captures ont été faites à proximité de la série de gîtes du Bandama, mais également en de nombreux points situés à différentes distances de cette série de gîtes.

II. SECTEUR PRÉFORESTIER

A. Généralités.

Les observations ont été effectuées en Côte d'Ivoire par notre collègue J. BRENGUES¹ dans les régions de Zuénoula (7°30 N. - 6° O.) et Béoumi (7°30 N. et 5°40 O.), toutes deux situées à l'intérieur du secteur préforestier intermédiaire entre la zone forestière (cf. ci-dessus) et la zone de savane guinéenne (cf. ci-dessous).

B. Caractéristiques générales.

1° Climatologie.

Le régime des saisons est pratiquement identique à celui que nous trouvons en zone forestière.

Pluviométrie : approximativement 1.300 mm par an.

2° Végétation.

Le secteur préforestier est formé d'une mosaïque de forêt et de savane, des îlots

(1) J. BRENGUES, entomologiste médical de l'O.R.S.T.O.M. a mené en différents points du fleuve Bandama, une série d'enquêtes destinées à étudier l'écologie imaginaire de *S. damnosum* (LE BERRE et coll., 1964).

de forêt humide, non limités aux abords des cours d'eau étant entourés de savane à hautes herbes.

3° *Hydrographie.*

Ces deux régions bordent : le Bandama blanc (Béoumi) et le Bandama rouge (Zuénoula).

C. Répartition des gîtes préimaginaux - déroulement des enquêtes.

Les enquêtes ont été effectuées à proximité de deux gîtes préimaginaux situés sur les Bandama rouge et blanc.

Ces gîtes, tous les deux artificiels (anciens radiers) ne possédaient malencontreusement pas, à l'époque de l'enquête (janvier), de populations préimaginales stables, ce qui n'a pu nous permettre d'obtenir des résultats absolus concernant la dynamique des populations.

III. ZONE DE SAVANE GUINÉENNE¹

A. Généralités.

Nos enquêtes ont été effectuées en Haute-Volta :

1° dans la région située entre Banfora (10°40 N. - 4°50 O.) et Orodara (11° N. - 5° O.) (fig. 3) ce qui constitue, pour cette partie de l'Afrique de l'Ouest, la limite nord de la savane guinéenne ;

2° dans la région de Niangoloko (10°10 N. - 5° O.) sur la rivière Léraba (fig. 4), cours d'eau qui constitue la frontière entre la Haute-Volta et la Côte d'Ivoire.

B. Caractéristiques générales.

1° *Climatologie.*

L'échelonnement des saisons est le suivant :

- Saison sèche : novembre à mai ;
- Saison des pluies : juin à octobre.

a) Température : dans cette zone de savane, les variations de température sont nettement plus accentuées que dans les zones bioclimatiques mentionnées ci-dessus.

En saison des pluies, la température diurne varie de 23° à 30° C. En saison sèche, elle peut varier de 17° à 39° au cours de la même journée ;

b) Hygrométrie : les variations annuelles et journalières du degré de l'hygrométrie sont également considérables (variations du déficit de saturation : 7-17 mm) ;

c) Précipitations : 1.250 mm par an.

2° *Végétation.*

Cette région est située dans la zone de savane boisée constituée par dégradation de la forêt dense xérophile qui en constituait la végétation normale, dont on peut d'ailleurs observer quelques îlots « reliques » à proximité d'Orodara.

D'autre part, l'existence de nombreux cours d'eau détermine la présence de galeries forestières continues dont les arbres à feuilles persistantes forment la plupart du temps

(1) Nous précisons à la fin du présent travail (cf. addendum) ce que nous entendons par "Savane guinéenne".

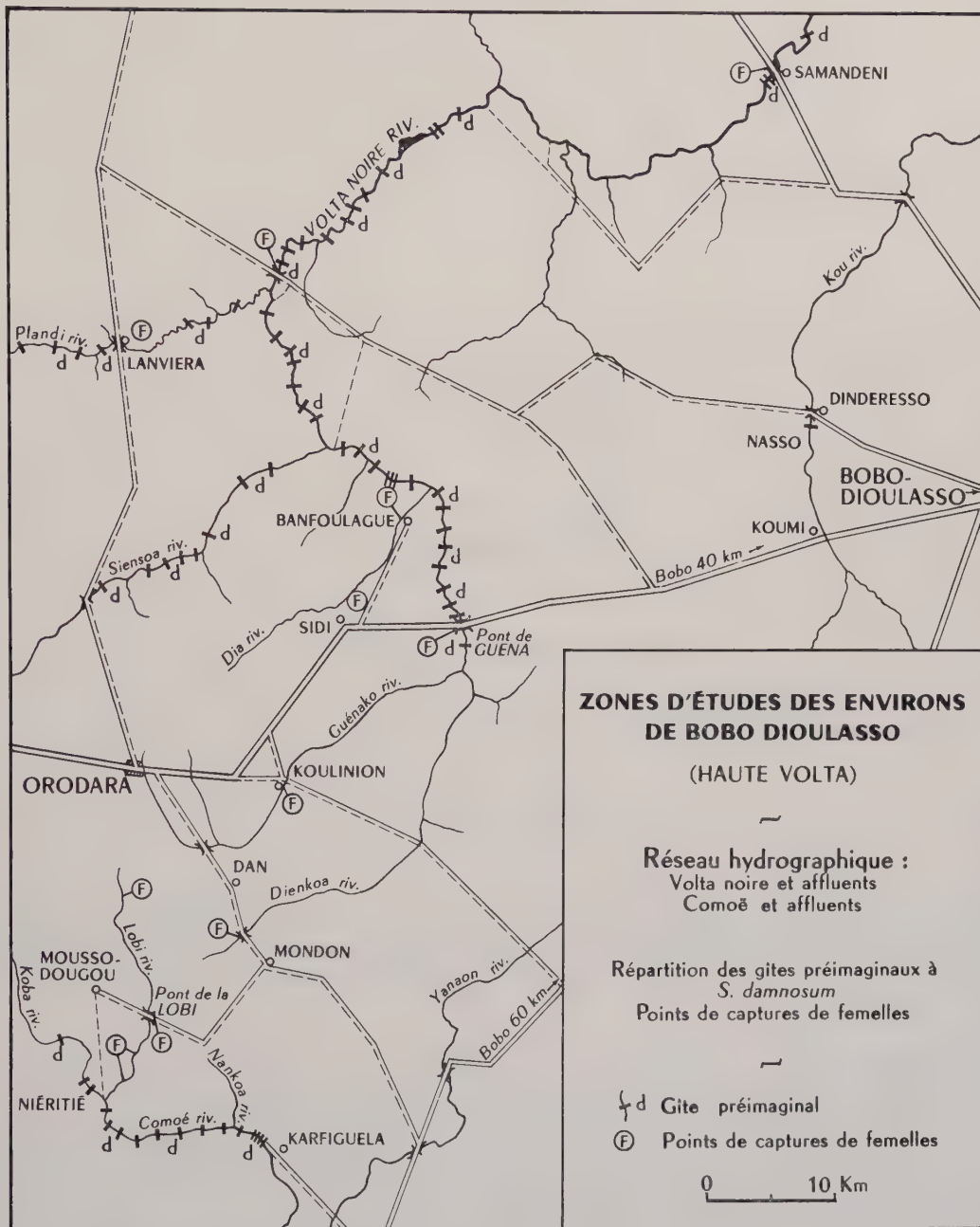


Fig. 3. — Zones d'études de Bobo-Dioulasso ; Samandéni : — savane soudanienne ; — hauts-bassins de la Volta noire et de la Comoé : savane guinéenne (limite nord).



Fig. 4. — Zone d'études de la Léraba.

une canopée¹ au-dessus du cours. Ces galeries forestières (cf. dispersion, p. 97) généralement étroites (5-15 m de chaque côté du cours d'eau) peuvent atteindre, en certains points, une largeur considérable (50 m et plus sur chaque berge) ; elles déterminent un microclimat totalement différent des conditions climatologiques existant dans la savane voisine alentour.

3° Hydrographie - Hydrologie.

a) Bassins supérieurs de la Volta noire et de la Comoë (fig. 3).

Le réseau hydrographique de cette région est installé sur un complexe géologique que l'on peut résumer ainsi :

Socle ancien : composé de granito-gneiss.

Grès birrimien (primaire) : grès de base ; grès de Sotuba ; grès de Bobo.

(1) Canopée : francisation du terme anglais « canopy », lui-même dérivé du grec « Kanopeion ». Ce terme, qui permet la création d'adjectifs tels que « canopéens », « canopéennes », nous paraît d'un maniement plus aisé que l'adjectif précis mais barbare d'« acrodendrophile ».

Ces différents niveaux, situés en transgression sur le socle, forment la plus grande surface d'écoulement de la zone ; le pendage des couches est très faible et leurs différents horizons donnent du fait de l'érosion un terrain « en escalier ». Ces successions de dalles forment, dans le lit des rivières, autant de petites cascades très favorables à l'installation des formes préimaginales de similies. De plus, quelques niveaux argileux, situés entre les couches de grès, arrêtent les eaux météoriques et la nappe phréatique ainsi constituée alimente en permanence le réseau de surface par l'intermédiaire de nombreuses sources.

La Volta noire, la Comoë et leurs affluents respectifs possèdent de ce fait, dans cette partie supérieure de leur cours, un aspect torrentiel, sans interruption durant la saison sèche.

b) Rivière Léraba.

Contrairement aux deux cours d'eau mentionnés ci-dessus, la Léraba coule, au niveau de Niangoloko, directement sur le socle cristallin. Cette rivière, dans cette partie de son cours (150 km de la source) traverse plusieurs seuils rocheux qui déterminent, durant la saison sèche (parfois également durant la saison des pluies), une accélération de la vitesse superficielle du courant compatible avec les exigences des formes préimaginales de *S. damnosum*.

Entre ces ruptures de pente, se situent de longs biefs (5 à 7 km) d'eau calme, presque stagnante.

C. Répartition des gîtes préimaginaux.

1° Bassins supérieurs de la Volta noire et de la Comoë.

Comme nous le montre la carte ci-dessus (fig. 3), les gîtes préimaginaux à *S. damnosum* situés sur ces deux cours d'eau ou sur leurs affluents sont extrêmement nombreux et rapprochés.

Nous étudierons plus en détail (chap. III : variations saisonnières, p. 139) les variations hydrologiques particulières aux séries de gîtes ayant fait l'objet d'observations précises ;

2° Rivière Léraba.

La carte ci-jointe (fig. 4) nous montre également sur ce cours d'eau, la succession, des quatre gîtes échelonnés (gîtes A, B, C, D).

D. Déroulement des enquêtes.

Étant donné la proximité de notre laboratoire central, des visites fréquentes et régulières (généralement hebdomadaires) ont pu être effectuées dans ces deux régions de la Comoë — Volta noire et de la Léraba.

De même que dans notre zone forestière, les nombreuses captures (approximativement 400 journées) ont été effectuées à proximité des gîtes et en de nombreux points échelonnés à différentes distances de ceux-ci.

IV. ZONE DE SAVANE SOUDANIENNE

A. Généralités.

Nos enquêtes ont été effectuées en Haute-Volta :

1° dans la région de Samandéni (11°25 N. - 4°30 O.) située sur la Volta noire, à 150 km de la source de ce fleuve (cf. fig. 3) ;

2° en différents points de la Volta rouge et principalement dans la région de Ziou (11° N. - 1°30 O.) située à proximité de la frontière Haute Volta-Ghana (cf. fig. 1)¹.

B. Caractéristiques générales.

1° *Climatologie.*

L'échelonnement des saisons est le suivant :

— Saison sèche : octobre à mai ;

— Saison des pluies : juin à septembre.

a) Température : dans ces régions de savane sèche, les variations de température sont également très accentuées, qu'il s'agisse des fluctuations saisonnières ou nycthémérales ;

b) Hygrométrie : les variations annuelles du déficit de saturation sont très importantes : 15 à 27 mm ;

c) Précipitations : en moyenne 900 mm par an.

2° *Végétation.*

La végétation est constituée par une savane à tapis graminéen dense et continu, à boisement clair. En ce qui concerne les galeries forestières, elles sont, quand elles existent, très clairsemées et fréquemment interrompues. Cependant une galerie forestière très dense et semblable à celles que l'on peut rencontrer en zone de savane guinéenne borde la Volta noire en amont et en aval de Samandéni.

3° *Hydrologie - Hydrographie.*

a) Samandéni : au niveau de Samandéni, la Volta noire présente les mêmes caractéristiques que la Léraba (cf. ci-dessus, p. 17). Les fluctuations hydrologiques particulières à ce cours d'eau, en ce point, sont présentées de façon détaillée ultérieurement (chap. III : variations saisonnières, p. 138) ;

b) Région de Ziou : sur cette partie de son cours, la Volta rouge présente une particularité essentielle en ce qui concerne les formes préimaginales des Simuliidae. En effet, la majorité des cours d'eau de cette zone sèche, interrompent leur courant durant une certaine période.

(1) G. BALAY, affecté au Service Onchocercose et responsable des enquêtes entreprises sur les bassins des Voltas rouge et blanche, a effectué de nombreuses observations sur l'écologie et la biologie (voir chap. III : rythme d'activité de la femelle, p. 58) de *S. damnosum* en zone de savane sèche (LE BERRE et coll., 1964).

C. Répartition des gîtes préimaginaux.

1° Volta noire à Samandéni :

Deux gîtes à *S. damnosum* sont situés de part et d'autre du pont de Samandéni (cf. fig. 3) :

— le gîte amont est constitué par un seuil rocheux (socle cristallin) qui apparaît en période d'étiage et détermine une accélération du courant ;

— le gîte aval résulte d'un resserrement du cours d'eau provoqué par l'ancienne chaussée submersible traversant la Volta (cf. planche III, B).

2° Volta rouge à Ziou :

Dans cette partie de son cours, la Volta rouge traverse pendant 20 km, une série de seuils rocheux qui provoquent un resserrement du lit et une accélération de la vitesse du courant, compatible avec l'installation de populations préimaginales de *S. damnosum*. Étant donné les exigences des formes préimaginales de Simuliidae, l'interruption du courant en saison sèche supprime évidemment toute possibilité d'installation de ces populations¹.

D. Déroulement des enquêtes.

La région de Samandéni étant située à proximité de Bobo-Dioulasso (45 km), nous y avons effectué les enquêtes selon la même méthode et le même rythme que dans la zone de savane guinéenne.

En ce qui concerne la région de Ziou, notre collègue G. BALAY, les a totalement supervisées et effectuées selon la méthodologie mise au point à Bobo-Dioulasso.

(1) Cf. à ce sujet les observations d'OVAZZA, BALAY et coll.

CHAPITRE II

EXPOSÉ DES MÉTHODES NÉCESSAIRES A L'ÉTUDE ÉCOLOGIQUE DE *S. DAMNOSUM*. RÉSULTATS OBTENUS

La possibilité de déterminer l'âge d'un individu quelconque d'une espèce animale est précieuse pour connaître la biologie de cette espèce.

(BEKLEMISHEV, préface à la monographie de DETINOVA, 1963).

Ce même auteur, dans l'avant-propos qu'il consacre à la monographie de DETINOVA (1963) sur la détermination de l'âge physiologique des Insectes d'importance médicale poursuit :

« Nous faisons une distinction entre l'âge chronologique et l'âge physiologique des animaux : le premier se calcule d'après le nombre de jours ou d'années vécus par l'animal, le deuxième est basé sur l'accumulation des modifications irréversibles qui se produisent normalement dans l'organisme... »

» Chez les animaux à sang chaud, l'allure à laquelle s'effectuent les processus internes dépend relativement peu des conditions de milieu. Aussi n'est-il pas nécessaire, en ce qui les concerne, d'établir une distinction entre l'âge physiologique et l'âge chronologique. Mais, chez les animaux à sang froid, la rapidité de tous les processus vitaux dépend, en grande partie, de la température du milieu ambiant ; la détermination de leurs lois biologiques est souvent plus facile à partir de l'âge physiologique qu'à partir de l'âge chronologique. La connaissance du rapport de température entre les processus physiologiques et le milieu dans lequel a vécu un individu donné permet alors de calculer l'âge chronologique de cet individu à partir de son âge physiologique. »

La citation *in extenso* de ce long passage se trouve pleinement justifiée pour les raisons suivantes :

— d'une part, il définit les relations existant entre l'âge physiologique et l'âge chronologique d'une manière telle qu'il est superflu d'insister sur ce point ;

— d'autre part, ce passage constitue en quelque sorte le plan directeur de notre étude sur l'âge des femelles constituant les populations de *S. damnosum* en Afrique de l'Ouest.

En effet, nous passerons en revue successivement :

— dans le chapitre II :

— les méthodes de détermination de l'âge physiologique, en insistant plus particulièrement sur celles qui ont été utilisées chez les Simulies ;

— le cycle gonotrophique, sa durée et les variations de celle-ci en fonction des facteurs extrinsèques et intrinsèques (température, âge, etc.) ;

— par la suite, une partie importante du chapitre III (longévité des imagos, p. 108) sera consacrée à la durée de vie moyenne des femelles (âge chronologique) en tant que facteur intervenant dans la dynamique des populations de *S. damnosum*.

Signalons dès maintenant que les femelles de *S. damnosum*, ainsi d'ailleurs que la plupart des femelles hématophages de Diptères Nématocères ou Brachycères présentent le phénomène de « concordance gonotrophique » tel que l'a défini SWELLENGREBEL (1929) : à chaque repas de sang, correspond un cycle gonotrophique (cf. ci-dessous : p. 42). Notre méthode de capture sur appât, lors du repas sanguin, est donc susceptible de nous mettre en « contact » avec les femelles au début de chacun de leur cycle gonotrophique.

DÉTERMINATION DE L'ÂGE PHYSIOLOGIQUE

Diptères Nématocères en général.

« C'est dans les travaux de KOJEVNIKOV (1903) que figurent les premières indications d'une possibilité de distinguer une femelle d'Anophèle pare d'une nullipare, d'après certaines caractéristiques de l'appareil reproducteur. »

DETINOVA (1963¹, p. 71), dans sa remarquable monographie concernant la détermination de l'âge physiologique des Diptères Nématocères, et plus particulièrement des Anophèles, poursuit : « si ces travaux de KOJEVNIKOV n'avaient pas été oubliés et si les recherches avaient alors été poursuivies dans ce sens, on aurait appris beaucoup plus tôt à déterminer l'âge des femelles et à préciser la composition par âge des populations d'Anophèles. »

L'auteur passe ensuite en revue (pp. 72 à 79) les différentes méthodes utilisées afin de déterminer l'âge physiologique des moustiques et autres Diptères.

D'autres auteurs (GILLIES, 1958 ; HAMON et coll., 1961) ayant également publié des revues d'ensemble de ces méthodes, il est inutile que nous y revenions ici. Pour la bonne compréhension de notre exposé, nous en donnerons cependant un bref résumé en nous inspirant d'ailleurs largement des différents travaux cités ci-dessus.

(1) Le Dr T. S. DETINOVA, de l'Institut MARTSINOVSKY de Parasitologie médicale et de Médecine tropicale d'U.R.S.S. (Moscou), s'est vu attribuer, en 1963 (Congrès de Rio de Janeiro), le Prix LAVERAN, pour l'ensemble de ses travaux sur la détermination de l'âge physiologique et son application à la biologie des Diptères. La traduction en langue française de cette monographie ayant été éditée avec un certain retard, notre référence : DETINOVA (1963) correspond à : DETINOVA (1962) des auteurs anglo-saxons.

— Évaluation de l'usure des ailes (PERRY, 1912) : l'âge des Anophèles est évalué en fonction de la disparition des écailles de la frange et du champ alaires ; l'auteur distingue, selon le degré d'usure, quatre catégories de femelles. Il convient de rapprocher de cette méthode utilisant les caractères morphologiques externes des femelles, et ne nécessitant donc pas leur dissection, la technique de LEWIS (1953-1957). Cet auteur a, en effet, pu observer chez *S. damnosum*, des modifications de la structure des haltères en relation avec l'âge physiologique.

— Présence de spermatozoïdes dans la spermathèque : étant donné la rareté des femelles non fécondées (la fécondation a lieu très rapidement après l'éclosion de celles-ci), cette méthode ne présente qu'un intérêt très restreint.

— Présence lors de l'éclosion imaginale de substances résiduelles (meconium) dans l'intestin moyen : la présence de telles substances résiduelles dans l'intestin moyen d'une femelle signifie que celle-ci n'a ingéré ni jus sucré, ni sang et qu'elle est physiologiquement très jeune.

— Présence de réserves abdominales.

— Aspect des tubes de Malpighi : ces particularités ayant été largement utilisées dans notre travail, nous les développerons ultérieurement.

— Observation de la forme des trachéoles de l'estomac et des ovaires.

HAMON et coll. (*loc. cit.*) écrivent à propos de cette dernière méthode : « DETINOVA (1945) a signalé que chez les femelles nullipares, les trachéoles des ovaires forment, dans leur partie subterminale, des pelotons serrés très caractéristiques. Ces pelotons se déroulent progressivement au cours du premier cycle gonotrophique, au fur et à mesure de l'augmentation de taille des ovaires. Ce déroulement est irréversible, les pelotons ne réapparaissent pas après la ponte. Le même phénomène se produit avec les trachéoles entourant l'estomac, mais leur déroulement se produit lors de la première réplétion stomacale, ce qui en réduit l'intérêt, la classe d'âge qu'il caractérise étant très jeune. »

— Modifications de la taille des ampoules des oviductes pairs (MER, 1932 et 1936). Cette méthode ne s'appliquant qu'aux Anophèles (absence d'ampoules chez les autres Culicidae, et d'une manière plus générale, chez les autres Diptères Nématocères) nous ne la citons que pour mémoire.

— Présence de reliques folliculaires et de follicules dégénérés dans les ovarioles : cette méthode qui permet de différencier les femelles pares et nullipares a été largement utilisée en ce qui concerne l'étude de *S. damnosum*. Nous y reviendrons donc ultérieurement.

— Numération des dilatations des funicules des ovarioles :

POLOVODOVA (1947, 1949) observe, chez les Anophèles du groupe *maculipennis*, que chaque ponte provoque l'apparition, sur le funicule de l'ovariole, d'une dilatation qui persistera durant toute la vie de l'Insecte. Le nombre de ces dilatations sur chaque funicule correspondra donc au nombre de cycles gonotrophiques effectués par chaque femelle.

DETINOVA (1963, p. 74) écrit au sujet de cette technique : « La méthode proposée par POLOVODOVA, basée sur le dénombrement des dilatations des ovarioles a été le couronnement de tous les travaux effectués dans ce domaine. »

Nous ne saurions trouver une meilleure conclusion à cette brève revue générale.

Simuliidae.

Certaines des méthodes énumérées ci-dessus n'ont jamais été utilisées chez les Simuliidae ; citons en particulier la méthode de PERRY (1912), basée sur l'état de la vestiture des ailes et celle de MER (1932) qui s'appuie sur les modifications irréversibles de la taille des ampoules des oviductes pairs, ampoules qui n'existent pas, rappelons-le, chez les femelles de Simulies. Il en est de même en ce qui concerne la présence de spermatozoïdes dans la spermathèque.

WANSON (1950, p. 716) a observé que 4 % des femelles provenant des gîtes du fleuve Congo n'étaient pas fécondées. Nous avons pratiquement retrouvé ce même pourcentage (de 4 à 7 %) dans les examens que nous avons effectués dans les différentes zones bioclimatiques. Comme pour les moustiques (cf. ci-dessus) cette méthode ne présente donc qu'un intérêt très restreint.

D'autres méthodes, adaptées des résultats obtenus sur les Anophèles, ont également été envisagées, mais se sont très rapidement révélées inapplicables. Citons en particulier la technique de DETINOVA basée sur l'examen des trachées pour laquelle cet auteur (1963, p. 82) écrit : « PROKOFIEVA (1957) a signalé que le réseau trachéen desservant les ovaires est très détendu et ne se modifie pas en fonction de l'âge, ni de l'activité fonctionnelle. » Nous avons pu effectuer la même constatation chez *S. damnosum*.

En ce qui concerne les autres méthodes citées dans les généralités, elles ont été, depuis leur découverte et leur mise au point, largement utilisées pour différentes espèces de Simuliidae ; nous nous proposons donc de les développer ci-dessous.

Nous séparerons tout d'abord les méthodes « externes » qui ne nécessitent pas la dissection des femelles, des méthodes « internes » qui nécessitent cette dissection.

Méthodes externes.

LEWIS écrivait en 1953 : « When *S. damnosum* has passed through one gonotrophic cycle, which lasts two or three days, one can usually tell that it has done so from the opacity of the halteres... »

Ce même auteur (1957, 1958 a) précise ses observations et obtient la possibilité de déterminer l'âge des femelles à partir des caractères suivants : les haltères de la plupart des femelles nullipares sont transparentes ; les haltères de la plupart des femelles pares sont opaques ou semi-opaques. Par la suite, au cours de ses nombreux travaux sur les Simulies vectrices d'Onchocercose, tant en Afrique qu'en Amérique centrale, cet auteur n'utilise cependant plus ce caractère.

Par ailleurs, L. DAVIES (1957 b) pour *S. ornatum* et OVAZZA et coll. (1965 a) pour *S. damnosum* ne retrouvent pas les différences signalées par LEWIS.

Personnellement, nous n'avons pu mettre en évidence de différences réellement significatives ; nous n'avons donc pas utilisé ce caractère.

Méthodes internes.

Ces différentes méthodes nécessitent la dissection préalable des femelles, ce qui se traduit par un ralentissement considérable des examens et la nécessité de posséder une installation et un matériel optique suffisant.

Ainsi que nous l'avons signalé ci-dessus, ces méthodes possèdent, en commun, la particularité de s'adresser à des variations irréversibles ou cycliques de certains caractères anatomiques ou physiologiques présentés par les femelles : quantité de réserves abdominales, quantité de substances d'excrétion dans les tubes de Malpighi, présence de reliques de ponte, de follicules dégénérés, d'œufs résiduels.

I. RÉSERVES ABDOMINALES

A. Rappel bibliographique.

VANEY (1902), signale chez une espèce de *Simulies* paléarctique, que les réserves abdominales élaborées par la larve passent sans changement chez l'adulte.

En ce qui concerne cette même région bioclimatique, L. DAVIES (1955, 1957 b), dans une étude particulièrement précise et intéressante de *S. ornatum*, met en évidence un corps gras abondant chez les femelles venant d'éclore et une diminution de celui-ci au cours de la vie de la femelle. L'auteur écrit (1957 b, p. 551) : « There was no evidence that flies rebuilt the fat-body after depletion. »

Pour les espèces éthiopiennes, et particulièrement *S. damnosum*, c'est en 1953 que LEWIS envisage pour la première fois une diminution du corps gras abdominal en fonction de l'âge ; il écrit en effet (p. 605) : « When *S. damnosum* has passed through one gonotrophic cycle... one can usually tell that it has done so from the reduction of the fat-body... » Ce même auteur donne ensuite, pour cette même espèce (LEWIS, 1956 a, 1957, 1958 a ; LEWIS et coll. 1961) une description du corps gras abdominal et utilise ce caractère (1957) afin de séparer les femelles nullipares jeunes des femelles nullipares plus âgées. Il ne l'utilise cependant jamais pour différencier de manière absolue les femelles nullipares des femelles pares, ce qui confirme ce qu'il écrivait dès 1956 (a) : « but no exact figures were obtained because the amount of fat-body is very variable and does not always clearly differentiate parous and nulliparous flies. »

Il en est de même pour CROSSKEY (1958) qui, s'il envisage de séparer par ce procédé ces deux catégories de femelles, ne lui donne cependant pas un caractère absolu. Cet auteur écrit d'ailleurs : « It appears that in certain circumstances nulliparous flies may have a very reduced fat-body. »

Enfin, OVAZZA et coll. (1965 a) entreprennent une étude statistique des variations saisonnières observées dans les quantités de réserves abdominales que possèdent les femelles de *S. damnosum* provenant d'une série de gîtes situés sur un affluent de la Volta noire (Haute-Volta).

Ces auteurs concluent : « A ces deux périodes de l'année, il est donc imprudent de se fier au seul état du corps gras abdominal pour séparer les femelles pares des nullipares. »

Signalons également que l'enquête effectuée par LEWIS et IBÁÑEZ (1962) au Vénézuëla sur deux espèces néotropicales, *Simulium exiguum* Roubaud et *Simulium metallicum* Bellardi, n'a pas permis à ces deux auteurs de mettre en évidence une différence sensible des réserves abdominales présentes chez les femelles pares et nullipares.

B. Observations personnelles.

Ces observations ont été effectuées lors des enquêtes écologiques que nous avons entreprises dans les différentes zones bioclimatiques d'Afrique de l'Ouest (chap. I : situation des différentes zones, p. 10).

1° Évolution du corps gras abdominal en fonction de l'âge.

Les femelles qui viennent prendre leur premier repas sanguin dans les jours qui suivent leur sortie de la nymphe (chap. III : longévité, p. 116) possèdent une quantité de réserves abdominales variable mais cependant toujours très visible.

Nous avons pu, à partir de femelles capturées au moment de la piqûre et maintenues vivantes en captivité, constater, d'une manière générale, la disparition de ces réserves abdominales au cours du premier cycle gonotrophique.

En zone forestière, cette disparition survenait environ 48 heures après la capture, à la température moyenne de 27° C.

Par contre, en zone de savane, à une température inférieure (23°-24° C), cette disparition n'avait lieu qu'au troisième jour.

2° Variations saisonnières:

En zone de savane guinéenne ou soudanienne, nous avons constaté qu'un certain nombre de femelles capturées lors du repas sanguin correspondant à leur deuxième cycle gonotrophique présentaient encore une petite quantité de réserves. De telles femelles ont été rencontrées :

— Au début de la saison des pluies, durant la période de reproduction intensive qui apparaît dans certains gîtes (chap. III : dynamique des populations, p. 139).

Il convient cependant de signaler que ce phénomène apparaît assez rarement à cette saison et que les femelles qui le présentent possèdent toujours de très grosses reliques folliculaires signifiant qu'elles viennent prendre un second repas sanguin immédiatement après avoir effectué leur première ponte (cf. ci-dessous, p. 44).

La présence de réserves chez les femelles pares est donc liée, dans ce cas, à l'accélération du premier cycle gonotrophique.

— En saison froide, durant laquelle nous retrouvons le phénomène signalé par OVAZZA et coll. (*loc. cit.*), à savoir une accumulation très importante de réserves due au refroidissement du milieu aquatique, phénomène déjà observé par GRENIER (1948) pour certaines espèces paléarctiques.

Cette accumulation de réserves, supérieure à la normale, fait que celles-ci ne sont pas totalement épuisées au cours du premier cycle gonotrophique.

Ces variations saisonnières de quantité de réserves abdominales, très nettes en zone de savane, ne se retrouvent cependant pas en zone forestière. En effet, dans cette dernière zone, les fluctuations annuelles de température ne sont pas aussi tranchées et ne provoquent donc pas, en ce qui concerne ces réserves, de variations telles qu'elles soient nettement visibles. Il serait possible de retenir de ces observations que plus on s'éloigne de l'équateur, plus les variations saisonnières de quantité de réserves abdominales sont importantes.

Signalons accessoirement que ce caractère subit, chez le mâle, les mêmes variations que chez la femelle. En effet, durant la saison froide, en zone de savane, le mâle possède une certaine quantité de graisse alors qu'il n'en présente jamais aux autres saisons, ainsi d'ailleurs qu'ont pu le constater de nombreux auteurs.

C. Conclusions.

Il apparaît donc que nos résultats concordent parfaitement avec ceux de tous les auteurs qui ont étudié ce caractère chez *S. damnosum*.

La corrélation :

- présence de graisse chez les femelles nullipares,
- absence de graisse chez les pares, est trop souvent mise en défaut pour être utilisée avec une certitude absolue dans la détermination de l'âge physiologique des femelles de *S. damnosum*.

II. TUBES DE MALPIGHI

A. Rappel bibliographique.

La relation existant entre l'âge des femelles d'Anophèles et l'état physiologique de leurs tubes de Malpighi fut effectuée pour la première fois par SELLA, en 1920.

Cet auteur avait en effet remarqué que les tubes de Malpighi des femelles âgées sont plus étroits et contiennent moins de produits d'excrétion que ceux des femelles nouvellement écloses.

WIGGLESWORTH (1939, p. 312), sans toutefois établir de relation avec l'âge des individus examinés, observe chez *Rhodnius* sp. une corrélation entre l'état physiologique des tubes de Malpighi et le stade de digestion de chaque repas sanguin ingéré.

DETINOVA (1963), qui a consacré une partie de son ouvrage à l'étude de cette question, observe (p. 57-58) que l'intensité du métabolisme et des échanges effectués à travers les tubes de Malpighi diminue avec l'âge. Cet auteur écrit en outre (p. 68) : « l'épithélium des tubes de Malpighi se débarrasse pour la première fois complètement des produits d'excrétion et s'en recharge de nouveau rapidement. »

BRYUKHANOVA (1960) précise ces différentes observations et constate : « Thus, the aggregation of excreta in the epithelium of Malpighian tubes in the females of Anopheles slows down with each successive gonotrophic cycle, which apparently, is a consequence of a falling of in the intensity of metabolism progressing with age. »

Simuliidae.

VANEY (1902) a pu mettre en évidence qu'il n'existe pas de transformation anatomique de l'appareil d'excrétion des Simuliidae et que les tubes de Malpighi de la larve se retrouvent sans changement chez l'imago.

En ce qui concerne plus particulièrement le rapport existant entre l'état physiologique de ces tubes et l'âge de la femelle, il semble que ce soit LEWIS qui l'ait établi pour la première fois. Cet auteur écrit, en effet (1956 b), à propos de femelles de *S. damnosum* assez âgées pour avoir permis l'évolution complète d'*O. volvulus* : « A high infection rate was also noted in other occasions in flies with clear tubes. »

Par la suite, ce même auteur (1957, p. 347 ; 1958 a, p. 221 ; 1960 b, p. 213) précise ses premières observations et établit, pour les femelles de *S. damnosum* une relation identique à celle que nous avons mentionnée pour les Anophèles : plus la femelle est âgée, moins son métabolisme, et en particulier l'excrétion, est intense.

OVAZZA et coll. (*loc. cit.*) retrouvent ce même phénomène pour les femelles de *S. damnosum* provenant des gîtes de savane sèche d'Afrique de l'Ouest.

Signalons que des conclusions du même genre ont été formulées par LAMONTELLERIE (1963) pour *Simulium adersi* Pom. ; cet auteur attribue un âge avancé aux femelles de cette espèce présentant des tubes entièrement vides.

En ce qui concerne les mâles, LEWIS (1958 a) écrit : « The Malpighian tubes of newly emerged males unlike those of the females, are not crammed with droplets. »

B. Observations personnelles.

1° *État des tubes de Malpighi chez les femelles nouvellement écloses.*

La totalité des femelles que nous avons disséquées immédiatement après leur éclosion au laboratoire possédaient des tubes de Malpighi remplis de substances d'excrétion, ce qui leur donnait un aspect opaque en lumière transmise.

De nombreuses dissections de nymphes femelles et de larves aux 6^e et 7^e stades nous ont également permis des observations similaires. C'est donc le reliquat du métabolisme larvaire qui apparaît dans les tubes des femelles jeunes, ce qui correspond aux observations de VANEY (1902).

2° *État des tubes chez les femelles capturées dans la nature.*

Nous avons pu effectuer les mêmes observations que les auteurs précédemment cités. Les femelles nullipares possèdent, au moment de leur première piqure, des tubes de Malpighi entièrement remplis de produits d'excrétion (tubes opaques) ou ayant commencé l'élimination de ces produits, élimination due à l'absorption de jus sucré précédent le repas sanguin (tubes semi-opaques).

Par contre, les femelles que nous avons pu déterminer comme pares, possèdent des tubes ayant commencé à se vider (semi-opaques ou semi-clairs), parfois même complètement libres d'excrétats (clairs). Signalons qu'en zone forestière, le nombre des femelles possédant des tubes complètement vides est excessivement faible ce qui, nous le verrons, est en rapport avec l'âge moyen peu élevé qu'atteignent les femelles dans cette zone bioclimatique (chap. III : longévité, p. 120).

3° *État des tubes de Malpighi chez les femelles conservées en captivité.*

La dissection des femelles nullipares capturées à l'issue de leur premier repas sanguin et conservées en captivité nous a permis de constater que, durant le premier cycle gonotrophique, les tubes de Malpighi de certaines d'entre elles étaient entièrement vides deux jours après ce repas sanguin, soit trois ou quatre jours après l'éclosion imaginale.

4° *État des tubes de Malpighi chez le mâle.*

Il est communément admis que les tubes de Malpighi des mâles de *S. damnosum* ne contiennent jamais une quantité importante d'excrétats et qu'ils présentent un aspect grêle et transparent¹ (cf. LEWIS *loc. cit.*). Ceci est vrai dans la grande majorité des cas, mais nous avons pu constater qu'à certaines saisons, ces tubes, sans être comparables à ceux de la femelle, possèdent toutefois une quantité appréciable de substances d'excrétion. Notons que ce phénomène, en relation avec l'intensité du métabolisme larvaire, se produit, en zone de savane, durant la saison « froide » soit dans les mêmes conditions écologiques que celles qui conditionnent l'apparition des réserves abdominales signalées dans le paragraphe précédent.

(1) Cette particularité se retrouve également chez la nymphe et la larve ; il nous a même été possible, par ce caractère, de reconnaître, très aisément, dès le 6^e stade larvaire, les larves mâles des larves femelles.

C. Discussion.

Nos observations nous permettent donc de constater la succession ou l'interférence de deux phénomènes :

— Un phénomène irréversible, à savoir l'élimination des excréments provenant du métabolisme larvaire ; cette élimination pouvant s'effectuer très rapidement durant le premier cycle gonotrophique, nos observations rejoignent ainsi celles de DETINOVA citées ci-dessus.

— Un phénomène cyclique, en relation avec l'absorption du repas sanguin nécessaire à l'accomplissement de chaque cycle gonotrophique ; l'accumulation et l'élimination des substances d'excrétion sont alors de moins en moins intenses au fur et à mesure de l'avancement en âge de la femelle.

Ce deuxième processus est à rapprocher des observations de WIGGLESWORTH (*loc. cit.*) sur *Rhodnius* sp.

L'association de ces deux phénomènes se traduit, dans les examens de femelles capturées *au moment de leur repas sanguin*, par un éclaircissement *apparemment* progressif des tubes de Malpighi, en relation avec l'âge des femelles.

En fait, cet éclaircissement est périodique et n'apparaît progressif que lorsque les femelles vivent dans des conditions normales et effectuent leurs cycles gonotrophiques à des intervalles réguliers. Il est bien évident que des femelles placées dans des conditions écologiques anormales, et dont la ponte serait retardée par absence de gîtes favorables, ne correspondent plus à ces conditions.

Par exemple, une femelle nullipare dont la ponte est retardée de trois à quatre jours pourra présenter, lors de son deuxième repas sanguin, des tubes entièrement vides. Une telle femelle, qui est donc « chronologiquement jeune » posséderait pour de nombreux auteurs, un caractère de femelle « physiologiquement âgée ».

Étant donné la discordance qui apparaît, dans ces conditions, entre l'âge physiologique et l'âge chronologique, il nous semble pour le moins imprudent d'utiliser ce seul caractère afin de déterminer l'âge des femelles de *S. damnosum*.

III. TRACTUS GÉNITAL

A. Rappel bibliographique.

LEWIS (1957, pp. 347-48) et DETINOVA (1963), ayant présenté une revue bibliographique détaillée de cette question, nous n'insisterons ici que sur les différents points intéressant les Simulies. D'autre part, rappelons que BERTRAM, en annexe à l'ouvrage de DETINOVA (*loc. cit.*) a donné une description anatomique et histologique des ovaires et des ovarioles de Moustiques. Ces organes, chez les Simulies, étant du même type (type méroïstique polytrophique) nous n'y reviendrons pas. Nous emploierons d'ailleurs, dans la suite de notre exposé, la terminologie utilisée par BERTRAM (cf. fig. 5).

La détermination de l'âge physiologique des femelles de Diptères par l'examen des ovarioles est basée :

- 1° sur l'étude des reliques que laisse chaque œuf dans l'ovariole dont il est issu ;
- 2° sur la présence dans les ovarioles de follicules dégénérés ;

3° sur la présence d'œufs résiduels, qui indiquent que la femelle examinée a déjà effectué une ou plusieurs pontes.

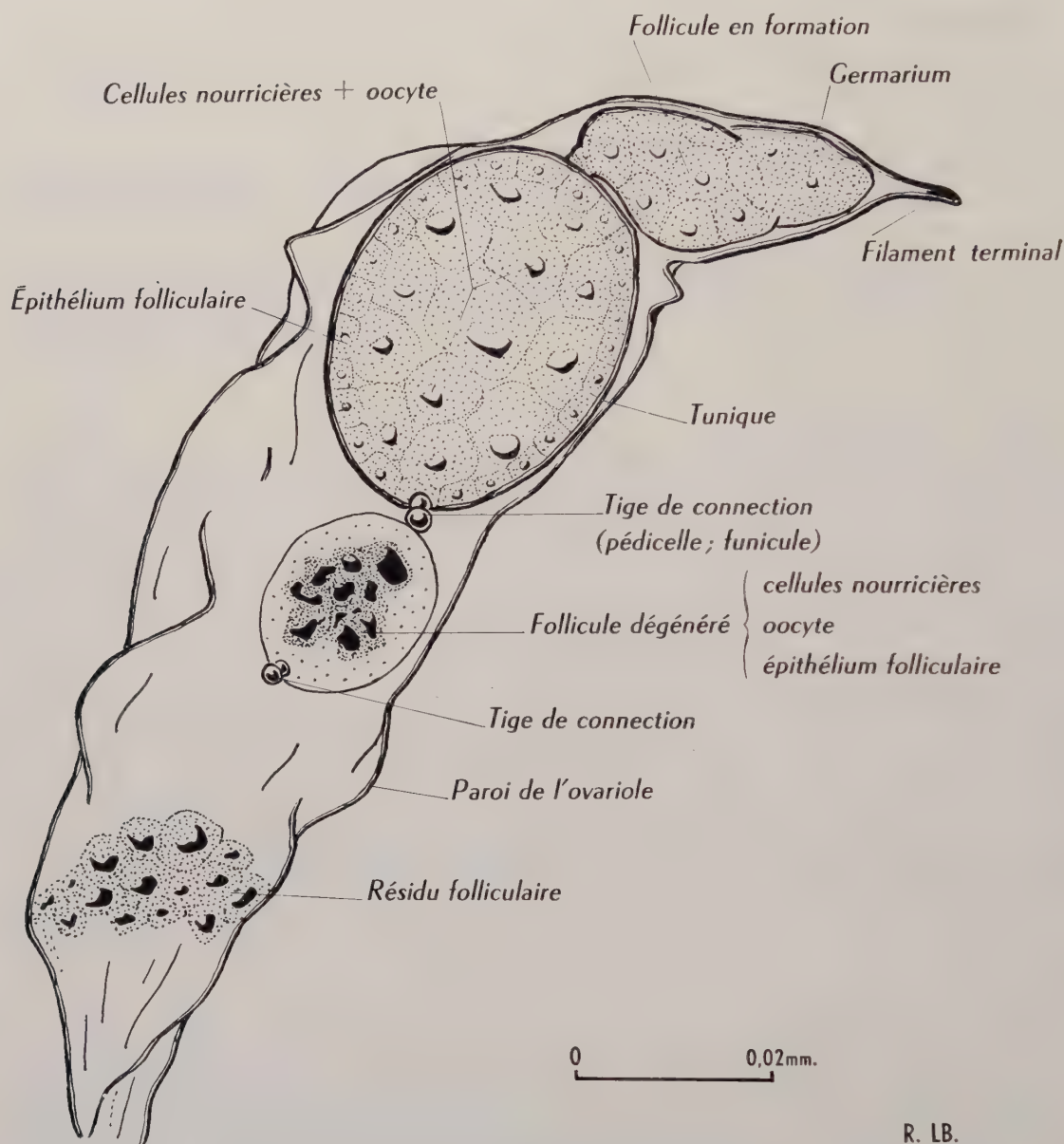


Fig. 5. — Ovariole de *S. damnosum* (terminologie utilisée par BERTRAM, in DETINOVA, 1963).

Nous allons successivement développer ces trois points.

1° Reliques de ponte.

Comme chez les Moustiques (cf. DETINOVA, *loc. cit.*, p. 28) les reliques de ponte des femelles de *Simulies* sont constituées par les résidus de l'épithélium folliculaire restant dans chaque ovariole après la ponte. Ces reliques sont situées à l'intérieur de la tunique (*tunica propria*) distendue par l'accroissement de taille de l'oocyte correspon-

dant, la paroi de l'ovariole étant par ailleurs distendue de manière identique. L'examen de ces reliques a fait l'objet, à l'heure actuelle, de nombreux travaux :

BELTYUKOVA (1953), RUBTZOY (1956), PROKOFIEVA (1957), ont mis en évidence ces reliques de ponte chez plusieurs espèces paléarctiques.

L. DAVIES (1961, 1963) a pu, par l'utilisation de ce caractère, différencier les femelles nullipares des femelles pares de deux espèces néarctiques : *Prosimulium fuscum* S. et D. et *Simulium venustum* Say.

LEWIS et IBÁÑEZ (1962), ont également étudié, l'âge physiologique des femelles de deux espèces néotropicales : *S. metallicum* et *S. exiguum*.

Cependant, les références les plus nombreuses et les plus complètes proviennent des observations effectuées sur plusieurs espèces éthiopiennes.

En effet, LEWIS (1956 a ; 1957, p. 346 ; 1958 a, p. 223 ; 1960 b, p. 214), LEWIS et coll. (1961, p. 208) ; OVAZZA et coll. (*loc. cit.*) pour *S. damnosum*, et LEWIS (1960 a, p. 102), pour *S. neavei* Roubaud, ont longuement décrit et largement utilisé cette particularité physiologique afin de séparer les femelles nullipares et pares de ces deux espèces vectrices de l'onchocercose humaine en Afrique.

LAMONTELLERIE (1963) a également utilisé ce procédé de séparation pour les femelles de *S. adersi*.

Aspect de ces reliques : lorsqu'elles ne sont pas encore rétractées, ces reliques sont semblables à ce que l'on observe chez les Culicidae.

LEWIS (1960 a, p. 102) chez *S. neavei* ; L. DAVIES (1961, p. 1123) pour *P. mixtum*, signalent la taille considérable qu'elles peuvent présenter, le premier auteur attribuant ce phénomène au fait que les femelles sont capturées alors qu'elles viennent piquer très tôt après la ponte terminant le cycle gonotrophique précédent.

Par la suite, les reliques se contractent à l'intérieur de la gaine de l'ovariole et deviennent de plus en plus petites.

Présence de plusieurs dilatations successives : la présence ou l'absence de telles reliques permettant uniquement de séparer, dans les populations, les femelles nullipares des femelles pares, les auteurs ont essayé d'adapter aux *Simulies* la technique de POLOVODOVA (*loc. cit.*).

Ils ont en effet recherché dans les ovarioles la présence de plusieurs dilatations successives permettant de connaître très exactement le nombre de cycles gonotrophiques effectués par chaque femelle.

DETINOVA et BELTYUKOVA (1958) ont pu ainsi dénombrer chez plusieurs espèces paléarctiques, jusqu'à cinq dilatations successives. Ces auteurs écrivent : « Ces sacs se rétractent graduellement en formant de nettes dilatations. La forme et la structure de ces dilatations sont les mêmes que chez les Moustiques. » Elles ajoutent cependant : « La détermination de l'âge physiologique de femelles d'après ces dilatations est plus difficile chez les *Simulies* que chez les Moustiques ou les Mouches en raison de la petitesse des ovarioles. »

L. DAVIES (1961, p. 1134) met en évidence, chez certaines femelles de *P. mixtum*, la présence de deux dilatations successives. Ce même auteur (1963) ne retrouve cependant pas ce caractère chez *S. venustum* et conclut : « It did not prove practicable to observe the presence of multiple dilatations of the ovariolar tunica to prove directly the existence of multiparous females in the present samples, as was done in *P. mixtum*. »

LEWIS (1960 b, p. 215), ne peut observer chez *S. damnosum* que de très rares femelles présentant ces dilatations et précise que celles-ci sont difficiles à mettre en évidence. Cet auteur n'observe par ailleurs (1960 a, p. 101) aucune dilatation chez les femelles de *S. neavei*.

Il semble donc que tous les auteurs s'accordent pour constater que, s'il est possible de mettre en évidence plusieurs dilatations successives sur la tunique d'une ovariole, ce caractère est, chez les femelles de *Simulies*, très difficile à utiliser.

2° *Follicules dégénérés.*

Dans un ovaire, tous les oocytes d'une même « génération » ne subissent pas un développement complet et un certain nombre d'entre eux dégénèrent à une période quelconque de leur évolution.

Nous ne pourrions donner ici une meilleure description du processus de dégénérescence des follicules chez les femelles de *Simulies* que celle de PROKOFIEVA (1957, in DETINOVA *loc. cit.*, p. 43) : « ce processus commence par la dégénérescence des cellules épithéliales dans la partie proximale du follicule. Les cellules se détachent et s'entassent pêle-mêle dans le follicule avec les cellules nourricières qui ont encore conservé leur forme. A ce stade de la dégénérescence, le follicule est jaune foncé. Ensuite, les membranes cellulaires perdent leur forme et leur contenu se répand librement à l'intérieur du follicule sous la forme de débris plus ou moins grands de couleur orangé vif. »

LEWIS (1957 ; 1960 b) a également observé chez les femelles de *S. damnosum*, la présence de ce qu'il nomme des « abnormal follicular relics ». Il a également constaté (1960 b, p. 214), que les oocytes de femelles nullipares conservées en captivité sans repas sanguin, subissaient un début de dégénérescence.

Quelles sont les causes de cette dégénérescence ?

Aucune étude physiologique particulière n'a été jusqu'à présent effectuée chez les *Simulies*. Cependant, DETINOVA (*loc. cit.*, p. 48) écrit : « Par conséquent, parmi les causes de la dégénérescence des follicules chez *A. maculipennis*, et probablement chez un certain nombre d'autres Diptères hématophages, peuvent figurer l'insuffisance alimentaire, l'âge physiologique des femelles, l'effet des conditions climatiques défavorables et la rétention d'œufs dans les ovarioles. » Signalons que ce même auteur observe qu'il peut y avoir développement normal du follicule suivant un follicule dégénéré, celui-ci étant éjecté au devant de l'œuf produit.

En ce qui concerne l'utilisation de ce caractère pour la détermination de l'âge physiologique, les auteurs s'accordent pour placer les femelles qui le présentent dans la catégorie des femelles pares.

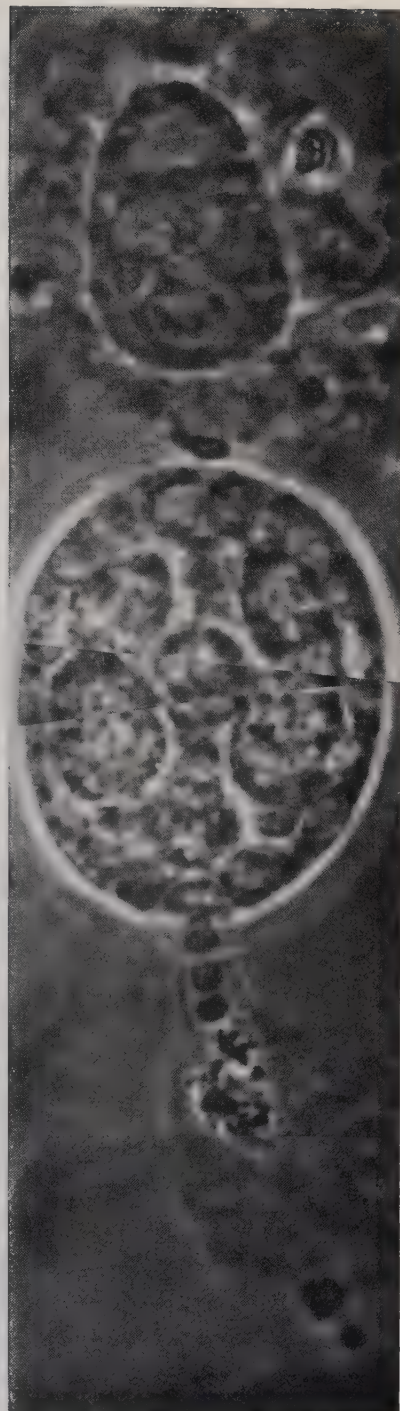
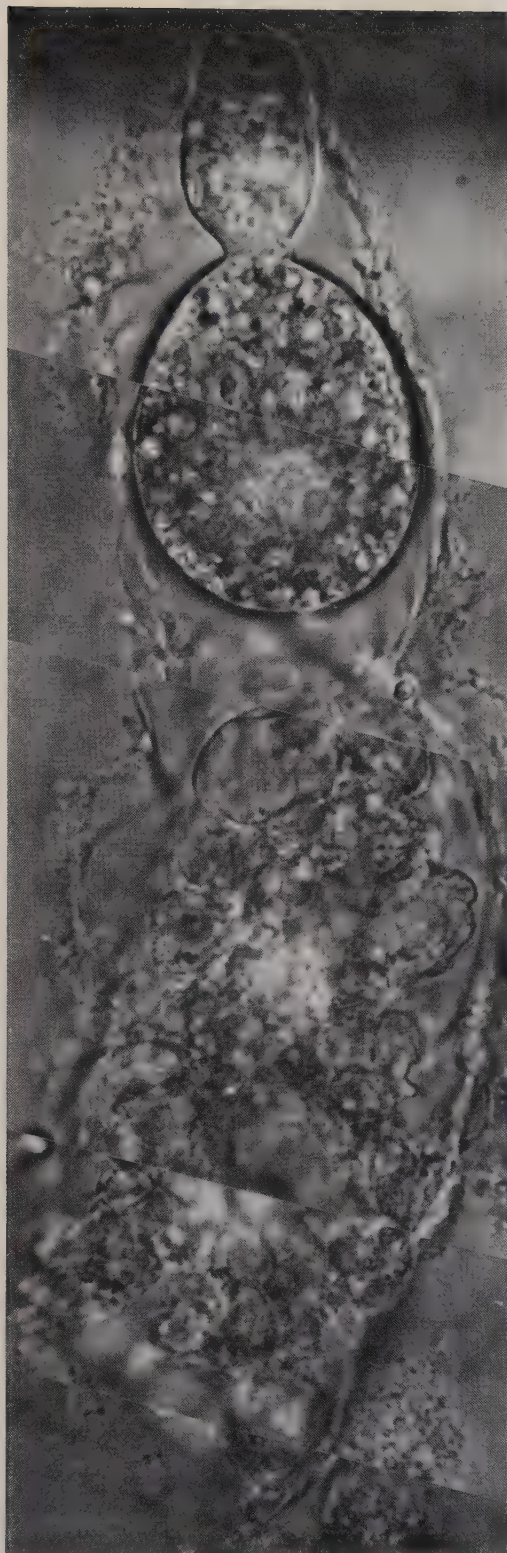
3° *Présence d'œufs résiduels.*

La présence d'œufs résiduels à l'intérieur des ovaires d'une femelle, indiquant que celle-ci a pondu, a été observée par de nombreux auteurs (DETINOVA, *loc. cit.*, p. 72 ; WANSON, 1950, p. 722 ; LEWIS 1957, p. 343, etc.). Cependant, toutes les femelles pares ne présentant pas obligatoirement d'œufs résiduels, ces différents auteurs s'accordent pour conclure que la seule utilisation de ce caractère ne permet pas la séparation absolue des femelles nullipares et des femelles pares.

B. Observations personnelles.

1° *Reliques de ponte.*

a) Aspect de ces reliques : les nombreux examens que nous avons effectués sur les femelles capturées dans la nature au moment de leur repas sanguin nous ont montré que chez les femelles pares les reliques normales de ponte peuvent présenter différents aspects, ainsi que nous le montrent les figures ci-jointes (planche I, A et B).



A B C

Planche I.

Ovarioles de *S. damnosum*:

- A. relique folliculaire chez une femelle venant de pondre ;
- B. relique folliculaire chez une femelle ayant pondu 20 heures auparavant ;
- C. figure montrant la succession : - tige de connection I ;
- follicule dégénéré - tige de connection 2 - follicule au stade I.



A



B

Planche 2. — A. Rivière Dia, entre la Volta noire et le village de Sidi (cf. fig. 3) : galerie forestière endommagée et discontinue ne formant pas de voûte au-dessus du cours d'eau ; B. Rivière Lobi, entre la Comoë et le pont de la Lobi : galerie forestière continue formant voûte au-dessus du cours d'eau.

Afin d'étudier l'évolution de la taille et de l'aspect de ces reliques après la ponte, nous avons entrepris l'expérimentation suivante :

Des femelles ont été capturées, non pas au moment du repas sanguin, mais sur les gîtes, au moment de la ponte. Ces femelles, conservées en tube, étaient ensuite disséquées, à intervalles réguliers, ceci jusqu'à 24 heures après la capture. Les femelles disséquées dans les deux premières heures suivant la ponte présentaient d'énormes reliques comparables à celle de la figure ci-dessus (pl. I, A), dont la taille correspond d'ailleurs à celle de l'œuf qu'elles contenaient.

Par la suite, ces reliques subissent une rétraction progressive, qui peut durer plusieurs jours ; c'est ainsi que nous avons déterminé qu'une relique semblable à celle de la figure B correspond en moyenne à une évolution de 20-24 heures.

Lorsque de telles femelles sont conservées en captivité sans qu'elles aient la possibilité d'effectuer, faute de repas sanguin, un cycle gonotrophique supplémentaire, la diminution de taille des reliques est identique à celle qu'ont pu observer LEWIS et coll. (1961, p. 208). Que deviennent ces reliques lorsque les femelles, placées dans les conditions normales ont la possibilité de prendre un repas sanguin après la ponte et d'effectuer ainsi un cycle gonotrophique supplémentaire ?

L'accroissement de taille du follicule suivant pourrait être en effet susceptible de masquer la présence d'une relique correspondant au cycle précédent.

Des dissections soigneuses, effectuées sur des femelles pares capturées dans la nature, à l'issue de leur repas sanguin et mises en captivité, nous ont permis de retrouver, très difficilement il est vrai, ces reliques lorsque le follicule suivant a atteint le stade IV de CHRISTOPHERS (1911 ; cf. ci-dessous : cycle gonotrophique, p. 45), soit le stade subterminal de l'évolution folliculaire.

Par contre, lorsque les follicules ont atteint le stade V (ponte mûre) aucune relique de la ponte précédente n'est plus visible.

b) Présence de dilatations successives : étant donné l'intérêt considérable que présente la détermination du nombre exact de cycles gonotrophiques effectués par chaque femelle d'une population, nous avons naturellement tenté d'utiliser la méthode de POLOVODOVA (citée ci-dessus).

La présence de plusieurs dilatations successives dans la même ovariole n'a cependant pu être mise en évidence chez aucune des femelles examinées.

Étant donné qu'il est possible de supposer que les femelles capturées dans les conditions naturelles viennent piquer trop tôt après la ponte pour que les reliques aient eu le temps de se refermer, nous avons également effectué des dissections échelonnées de femelles capturées avant qu'elles n'aient eu le temps de se gorger et conservées en captivité (cf. ci-dessus).

Nous n'avons pu, dans ce cas également, constater la fermeture de la tunique, et retrouver la succession observée par DETINOVA (pédicelle I, dilatation I, pédicelle II, dilatation II, etc.).

Néanmoins, les figures ci-dessus (fig. 5 et pl. I, C) nous montrent nettement la succession dans le tube de l'ovariole : — d'une part, de deux reliques successives séparées par un pédicelle ; — d'autre part, d'un pédicelle situé devant le sac de la relique. Signalons que dans ces deux cas, les reliques qui sont le plus rapprochées de l'oocyte correspondent à des follicules dégénérés. Ceux-ci n'ayant pas subi d'accroissement de taille et surtout, n'ayant pas effectué de passage vers l'oviducte, n'ont donc pas déformé la tunique qui a, de ce fait, conservé la succession normale (alternance de pédicelles et de dilatations).

Signalons que VATTIER (1964) a pu observer chez *Glossina fuscipes quanzensis* Pires, un phénomène analogue : la relique de ponte de premier ordre est restée en place, l'œuf de deuxième ordre étant sorti latéralement par déchirure de la tunique ;

c) Discussion : nos observations concordent donc avec celles des différents auteurs cités :

— les reliques de ponte sont bien visibles chez les femelles de Simulies, ce qui permet de séparer aisément les femelles nullipares des femelles pares ;

— il apparaît que, ainsi que le mentionnent DETINOVA et coll. (*loc. cit.*), la méthode de POLOVODOVA basée sur la succession de plusieurs dilatations correspondant au nombre de pontes effectuées est, sinon inutilisable, du moins difficilement applicable aux Simulies.

En ce qui concerne plus particulièrement *S. damnosum*, il semble que, même lorsque les reliques se rétractent à l'extrême (cf. la figure donnée par LEWIS et coll., 1961, p. 208), la tunique ne retrouve pas sa forme originale, notamment au niveau des pédicelles faisant la jonction entre les follicules successifs.

Ces observations concordent d'ailleurs parfaitement avec celles de GIGLIOLI (1965) sur *Anopheles melas* Th.

2° Follicules dégénérés.

Signalons tout d'abord que nous avons pu mettre en évidence la présence de follicules dégénérés chez certaines femelles manifestement nullipares. Il convient toutefois de préciser que ce phénomène est d'une rareté telle qu'il est possible de le négliger lors des enquêtes sur le terrain ; nous avons donc classé, à la suite des différents auteurs, les femelles présentant des follicules dégénérés dans la catégorie des femelles pares.

En ce qui concerne la corrélation entre l'âge des femelles pares et la quantité de follicules dégénérés qu'elles présentent, rappelons ici qu'il est impossible de l'établir directement par la méthode de POLOVODOVA, ainsi qu'a pu l'effectuer DETINOVA (*loc. cit.*) pour *A. maculipennis*. Nous avons cependant pu, par une méthode indirecte, observer une relation semblable chez les femelles de *S. damnosum*. En effet, il nous a été possible d'établir avec certitude (chap. III : longévité, p. 120), que les femelles de zone forestière présentent une probabilité de survie nettement plus courte et effectuent en moyenne un nombre moins élevé de cycles gonotrophiques que les femelles de savane. Or, le tableau ci-joint (fig. 6) nous montre on ne peut plus nettement la différence existant entre les femelles pares de ces deux zones bioclimatiques.

Zone	Nombre de femelles pares	Nombre de femelles pares, présentant des :	
		Follicules dégénérés	Œufs résiduels
Forêt (Bandama)	325	39 12 % des femelles pares	28 8,6 % des femelles pares
Savane guinéenne (Comoë)	901	309 34 % des femelles pares	63 7 % des femelles pares

Fig. 6. — Pourcentage de femelles comportant des follicules dégénérés et des œufs résiduels : — en zone de forêt ; — en zone de savane guinéenne.

(femelles avec et sans follicules dégénérés ; $\chi^2 = 57,8$ pour 1° de liberté ; différence très largement significative) ;
(femelles avec et sans œufs résiduels ; $\chi^2 = 0,53$ pour 1° de liberté ; différence non significative).

(chiffres obtenus à partir de captures annuelles sur appât humain).

En zone forestière, le pourcentage de femelles pares présentant des follicules dégénérés est très faible, la majorité des femelles pares capturées dans la nature étant primipares.

En zone de savane, par contre, ce même pourcentage est nettement plus élevé, un grand nombre de femelles ayant la possibilité d'effectuer, au cours de leur vie, plus de deux cycles gonotrophiques (chap. III : longévité, p. 128).

En dépit de l'impossibilité d'établir cette corrélation par examen *direct* de chaque femelle, cette différence nous amène tout de même la preuve qu'il existe une corrélation étroite entre l'âge des femelles et la quantité de follicules dégénérés que présentent leurs ovarioles.

En ce qui concerne les autres facteurs susceptibles de provoquer une dégénérescence folliculaire, nous avons pu effectuer les mêmes observations que LEWIS (1960 b, p. 214). En effet, un pourcentage important de femelles conservées en survie *en l'absence* de repas sanguin présentaient, après quelques jours un nombre important de follicules dégénérés. Le manque de nourriture sanguine et, peut-être, l'insuffisance quantitative de celle-ci, est donc susceptible de provoquer une dégénérescence folliculaire, ce qui corrobore les observations de DETINOVA (1963, p. 48) pour *A. maculipennis*.

3° Présence d'œufs résiduels.

Le tableau ci-joint (fig. 6) nous montre qu'une proportion importante de femelles pares peuvent posséder, au moment de leur capture sur appât humain, des œufs résiduels provenant du cycle gonotrophique précédent ; cette proportion est d'ailleurs identique à celle qu'avait pu observer WANSON (1950, p. 722) sur le fleuve Congo. Ces œufs peuvent se trouver, soit dans leur ovariole d'origine, soit dans les oviductes pairs, parfois même dans le vagin.

En ce qui concerne la signification de ce phénomène, nous avons pu observer qu'un nombre important de femelles comportant d'énormes reliques de ponte, venant donc piquer très tôt après l'oviposition précédente (cf. ci-dessus), possèdent de tels œufs. Par contre, les femelles présentant des reliques rétractées (24 heures ou plus après la ponte) en possèdent beaucoup moins.

Il n'est donc pas impossible d'estimer qu'une partie de ces œufs résiduels peut être éliminée par la femelle entre l'oviposition et le repas sanguin suivant, si toutefois l'intervalle de temps entre ces deux phénomènes est assez important.

Nous avons pu également observer que certaines femelles possédaient des œufs résiduels présentant une constriction médiane, ce qui amènerait à penser que l'œuf a été « coincé » à sa sortie de l'ovariole.

En ce qui concerne la relation entre la présence d'œufs résiduels et l'âge des femelles, le même tableau nous montre que la différence entre les populations forestières (âge moyen peu élevé) et les populations de savane (âge moyen nettement plus important), n'est absolument pas significative.

C. Conclusions.

En résumé de ce paragraphe consacré aux méthodes permettant d'évaluer l'âge physiologique des femelles de *S. damnosum*, nous pouvons estimer qu'à l'heure actuelle, la *seule* méthode permettant de séparer de manière absolue les femelles pares des nullipares, est l'examen, par dissection des ovaires, des reliques normales de ponte. Étant donné que toutes les femelles pares ne présentent pas ces caractères, la présence de follicules dégénérés et d'œufs résiduels ne peut être utilisée qu'accessoirement.

Nous avons pu démontrer indirectement l'existence d'une nette corrélation entre l'âge physiologique des femelles et la quantité de follicules dégénérés que présentent leurs ovaires. Cependant, étant donné que les femelles primipares parfois même nullipares peuvent présenter de tels follicules, il est impossible d'utiliser ce caractère pour séparer les femelles primipares des multipares.

En ce qui concerne la méthode de POLOVODOVA, basée sur le nombre de dilatation de la tunique, nous avons vu qu'elle est malheureusement inapplicable aux femelles de *S. damnosum*.

Devant l'impossibilité de connaître, de cette manière, le nombre exact de cycles gonotrophiques effectués par *chaque* femelle, nous sommes donc dans l'obligation de nous contenter de la distinction entre femelles pares et nullipares.

Nous verrons, au cours du chapitre III (longévitité, p. 114), que d'autres méthodes (celle de Coz et coll., -1961, par exemple) nous permettent de déterminer, mais *uniquement* au niveau de la population, le nombre moyen de cycles gonotrophiques pouvant être effectués par les femelles composant cette population.

Ces méthodes nécessitent cependant la connaissance préalable de certains paramètres qui sont, essentiellement, la date du premier repas sanguin (chap. III : longévitité, p. 116) et, surtout, le nombre de repas sanguins par cycles gonotrophiques, ainsi que la durée du cycle et les variations de celle-ci en fonction des facteurs intrinsèques et extrinsèques.

C'est à l'étude de ces deux derniers paramètres que nous allons consacrer le paragraphe ci-dessous.

ÉTUDE DU CYCLE GONOTROPHIQUE

Le cycle gonotrophique des femelles de *S. damnosum* étant lié, par définition, à l'absorption de sang, nous étudierons successivement dans ce paragraphe :

- Le repas sanguin : préférences trophiques, nombre de repas par cycles.
- L'éventuelle possibilité pour les femelles d'effectuer un cycle gonotrophique sans prendre de repas sanguin (autogenèse).
- Le développement ovarien succédant à ce repas sanguin ainsi que la durée des trois phases successives que comporte un cycle.

I. REPAS SANGUIN

A. Rappel bibliographique.

1° Généralités.

Les femelles et les mâles de Diptères Nématocères se nourrissent de nectar de fleurs. Cependant, pour certaines familles ou sous-familles (Culicidae, Ceratopogonidae, Phlebotominae, Simuliidae) cette seule nourriture ne permet pas aux femelles d'élaborer leur ponte. Ces femelles, à part quelques exceptions (cf. ci-après : autogenèse, p. 40) se voient donc dans l'obligation d'effectuer, lors de chaque cycle ovarien, un ou plusieurs repas sanguins.

DETINOVA (1963) ayant présenté une revue bibliographique très détaillée de ce phénomène, il est inutile d'y revenir ici.

Pour les Simuliidae on trouvera dans l'ouvrage de GRENIER (1953, p. 38) de nombreuses références concernant les repas de nectar que prennent les adultes de cette famille.

En ce qui concerne l'hématophagie, nous envisagerons très sommairement certains points relatifs à l'activité de piqure.

a) Mécanisme de piqure : étant donné la forme et la disposition de leurs pièces buccales, les femelles de Simulies ne peuvent prendre de sang directement dans le vaisseau sanguin. Ces pièces buccales dilacèrent les tissus, formant ainsi un micro-hématome qui est ensuite ingéré par la femelle (GRENIER, 1959 ; WENK, 1962). Celles-ci peuvent donc être considérées comme des « pool-feeders » (terme créé par GORDON et CREWE, 1948, p. 353) ;

b) Comportement de piqure :

LEWIS (1953), MARR (1962), CROSSKEY (1955, 1958, 1962) ont étudié le comportement de la femelle de *S. damnosum* avant, pendant et après le repas sanguin. CROSSKEY (1962) précise en outre que la durée de ce repas s'échelonne entre 1,5 et 6 minutes ;

c) Lieu de piqure : il est bien connu que les femelles de cette espèce piquent le plus près possible du substratum. DUKE et BEESLEY (1958) ont d'ailleurs effectué, à ce sujet, une étude systématique en plaçant des supports artificiels à différents niveaux autour de l'appât humain ;

d) Quantité de sang ingérée : les observations les plus rigoureuses ont été effectuées par CROSSKEY (1958, 1962), qui constate que les femelles de *S. damnosum* ingèrent en moyenne un poids de sang légèrement supérieur (1,08 mg) à leur propre poids (1 mg environ) ;

e) Digestion du sang : le cheminement du sang à travers l'œsophage et l'intestin moyen antérieur ainsi que sa concentration dans l'intestin moyen postérieur ont été parfaitement étudiés par LEWIS (1953). De plus, cet auteur a observé la formation, autour de la masse sanguine, d'une membrane péritrophique de délamination analogue à celle qui fut observée pour la première fois par ADLER et THEODOR (1926) chez *Phlebotomus papatasi* et dont l'étude systématique fut reprise par YAGUSINSKAYA (1940) sur des femelles gorgées d'*Anopheles maculipennis*. Signalons également que tous les auteurs s'accordent pour constater que le sang ingéré ne pénètre *jamais* dans le diverticule œsophagien (jabot).

Outre ces différents points, qu'il nous a paru utile de mentionner brièvement, deux phénomènes présentent, en ce qui concerne notre travail, un intérêt primordial.

Il s'agit des préférences trophiques des femelles de *S. damnosum* et du nombre de repas sanguins que celles-ci effectuent par cycle gonotrophique.

2° Préférences trophiques.

Les femelles de *S. damnosum* ont été observées piquant :

a) l'homme : AUSTEN (1909) et, à sa suite, de très nombreux auteurs ont fait mention de l'acharnement avec lequel piquent les femelles de cette espèce.

WELLMAN (1908 ; in FALLIS, 1964) écrit même : « This tiny fly is possibly one of the most successful destroyers of patience, and provokers of profanity in the colony » ;

b) les animaux domestiques : chien ; chèvre ; âne ; bœuf. De telles observations

ont été effectuées par de nombreux auteurs, notamment BLACKLOCK (1926 b), GROSSKEY (1955) et CRISP (1956, p. 57) ;

c) le gibier et les oiseaux, ces derniers aux emplacements dénudés des pattes : LEROUX (1929), HARGREAVES (1925) ; (ces deux références *in* FREEMAN et DE MEILLON, 1953).

Les femelles de *S. damnosum* ne sont donc pas strictement anthropophiles.

3° Nombre de repas sanguins par cycle ovarien.

Certaines espèces d'Anophèles se trouvent dans l'obligation d'effectuer, soit uniquement pour le premier cycle gonotrophique, soit pour chacun d'entre eux, plusieurs repas sanguins successifs (PAJOT, 1964 pour *Anopheles caroni* Adam ; ADAM et VATTIER, 1964 pour *Anopheles hamoni* Adam). Ces derniers auteurs écrivent (p. 64) : « Ainsi, chaque repas de sang ne permet aux ovaires qu'une évolution restreinte qui les fait en moyenne passer d'un stade au suivant. »

Dès 1948, WANSON et LEBIED écrivaient pour *S. damnosum* (p. 68) : « Un repas de sang, insuffisant ou interrompu trente ou soixante secondes après la piqûre, n'entraîne pas au niveau des follicules un accroissement supérieur à 40 microns », et posaient le délicat problème du repas sanguin incomplet ou interrompu.

Cependant, les observations de LEWIS (1953, p. 617), corroborées par celles de L. DAVIES (1961, p. 1128) sur *P. mixtum* ne confirment pas ces premières observations.

LEWIS écrit en effet : « interrupted meals probably rarely if ever occur. If they did, one would expect to find two peritrophic membranes, one within the other, and these have never been seen. »

Par la suite, LEWIS (1957) et MARR (1962) ont pu également constater à partir de très nombreuses dissections, que les femelles de *S. damnosum* ne prenaient qu'un seul repas sanguin par cycle. OVAZZA et coll. (*loc. cit.*), bien qu'ils fassent mention de femelles comportant exceptionnellement deux repas sanguins successifs dans leur estomac, confirment ces observations.

LEWIS (1953, p. 617) donne d'ailleurs une explication au fait que les femelles n'effectuent pas, contrairement à ce que l'on observe chez certaines familles de Diptères (Tabanidae) de repas interrompus. Il écrit : « Irritation is felt towards the end of a blood meal (BLACKLOCK, 1926 a) so flies are not usually brushed off when partly engorged. »

En résumé, tous les auteurs s'accordent pour admettre que les femelles de *S. damnosum* :

- n'ont besoin que d'un seul repas sanguin par cycle gonotrophique,
- ne sont que très exceptionnellement interrompues durant leur piqûre et ont ainsi la possibilité d'effectuer un repas complet.

B. Observations personnelles.

1° Généralités.

Nous n'avons effectué aucune observation personnelle au sujet du mécanisme de piqûre et de la quantité de sang ingéré. En ce qui concerne le comportement des femelles et le lieu de piqûre sur appât humain, nos observations sont identiques à celles des différents auteurs cités.

2° Préférences trophiques.

Mentionnons tout d'abord que, lors de nos captures au filet dans la végétation afin de rechercher les lieux de repos des adultes, nous avons pu capturer un nombre important de ceux-ci sur les fleurs. Il nous a même été possible de préciser ainsi (chap. III : lieux de repos, p. 76) les périodes de leur vie auxquelles les femelles se gorgent de jus sucré.

En dehors de nos captures sur appât humain, nous avons pu capturer des femelles de *S. damnosum* sur chien et sur chèvre. Pour les deux espèces, nous avons pu constater que ces femelles piquaient uniquement aux emplacements les moins velus du corps (abdomen).

Sur chèvre, le nombre de femelles capturées a été faible, ceci étant dû vraisemblablement au « frissonnement » de la peau dû à l'action des muscles peauciers de l'animal.

Le nombre des femelles capturées sur chien a été nettement plus important.

Un chien, placé au milieu de 4 ou 5 captureurs, nous a permis de constater que, même lorsqu'elles ont la possibilité de choisir leur hôte, les femelles de *S. damnosum* piquent indifféremment l'homme ou le chien. Seule une pilosité plus importante semble limiter les piqures sur cet animal.

L'examen des femelles capturées simultanément sur les différents hôtes (humain ou animal) dans les conditions que nous venons de décrire, nous a montré que l'âge des femelles n'intervient pas dans le choix de l'hôte : les pourcentages de femelles nullipares et pares sont équivalents.

Nous n'avons pas effectué de tentatives de capture sur d'autres espèces animales que celles ci-dessus mentionnées.

3° Nombre de repas sanguins par cycle ovarien.

Nous avons pu constater, à la suite des auteurs mentionnés ci-dessus, que les femelles, dans leur immense majorité, et quelles que soient les conditions extrinsèques (climat, zone bioclimatique) étaient capturées à jeun et à un stade bien défini de leur cycle gonotrophique.

Le nombre de femelles possédant, au moment de leur capture, une ponte en cours de développement et un repas de sang en voie de digestion est si rare (moins de 1/1.000) qu'il est permis de le négliger.

De même qu'OVAZZA et coll. (*loc. cit.*) nous avons pu observer, chez un nombre infime de femelles, la présence de deux membranes péritrophiques concentriques indiquant un double repas sanguin effectué à faible intervalle. Ce phénomène constitue également une rareté.

C. Discussion.

En ce qui concerne les préférences trophiques des femelles de *S. damnosum*, les données présentées actuellement dans la littérature sont très fragmentaires. Étant donné l'intérêt épidémiologique de ce phénomène, ceci constitue une grosse lacune qu'il serait indispensable de combler le plus rapidement possible.

Le fait que les femelles de cette espèce ne soient pas strictement anthropophiles est-il susceptible d'influencer nos résultats concernant la dynamique des populations?

Certainement, étant donné que notre méthode d'échantillonnage ne nous permet

de capturer que des femelles *anthropophiles*, donc seulement une fraction non déterminée du nombre *total* des femelles issues des gîtes préimaginaux.

Cependant, étant donné que les préférences trophiques de ces femelles ne varient pas avec l'âge, nous pouvons estimer que les captures sur appât humain constituent une partie représentative de la population totale.

Nous venons de voir que les femelles de *S. damnosum* n'effectuent, sauf rares exceptions, qu'un seul repas sanguin par cycle gonotrophique. Il existe cependant dans la littérature de nombreux exemples d'espèces hématophages dont certaines populations (ou certaines femelles) effectuent leur premier cycle ovarien en l'absence de tout repas de sang.

Nous allons maintenant envisager cette éventualité pour *S. damnosum*.

II. AUTOGENÈSE

A. Rappel bibliographique.

Depuis les travaux de ROUBAUD (1929) sur *Culex pipiens autogenicus*, de nombreuses observations ont été effectuées quant à la possibilité, pour les femelles de Diptères Nématocères hématophages, d'élaborer une première ponte sans avoir besoin de prendre un repas sanguin¹. En ce qui concerne les Simuliidae, RUBTZOV (1955) constate un tel phénomène pour de nombreuses espèces paléarctiques ; l'auteur estime que l'autogenèse doit être générale pour toutes les espèces et apparaît lorsque la quantité globale de nourriture larvaire est suffisante.

L. DAVIES (1961), observe que les femelles de *P. fuscum* effectuent leur cycle gonotrophique sans prendre de sang ; par contre, les femelles de *P. mixtum* (cette espèce forme avec la précédente et *P. fontanum* un complexe d'espèces très apparentées), sont, elles, anautogènes. L'auteur écrit à l'issue de ses observations (p. 1138) : « The theory of RUBTZOV (1955, 1956, 1958) that autogeny in most black-flies is influenced directly by environmental conditions, particularly the level of larval nutrition, is not supported by the present work on *P. fuscum* and *P. mixtum*. The occurrence of larvae of these species alongside each other in the same streams, coupled with the very different incidence of autogeny in them, suggest that here autogeny is a species characteristic. »

Ce même auteur, dans un article ultérieur (1963, p. 665) renouvelle les conclusions ci-dessus.

CARLSSON (1962) cite plusieurs espèces autogènes de Scandinavie et discute (p. 243) des positions respectives des deux auteurs précédents ; il conclut (p. 263) : « There are some indications that autogeny and anautogeny occur in the same species in some cases. This might depend on food supply in the larval stage (according to RUBTZOV). However, it seems more probable that in some species there are 'hereditary predispositions' to both autogeny and anautogeny. »

En ce qui concerne *S. damnosum*, on connaît depuis quelques années un certain nombre de localités dans lesquelles les femelles de cette espèce ne piquent pas l'homme

(1) DETINOVA (1963, p. 38) présente, de cette question, une bibliographie très détaillée ; elle attribue cependant à MARCOVITCH (1938) la découverte de ce phénomène. A cette bibliographie, il convient d'ajouter le travail de LEWIS (1958 b) sur *Culicoides furens* (Ceratopogonidae). On trouvera également dans l'ouvrage de CLEMENTS (1963, p. 178) un exposé très complet des travaux ayant trait à ce phénomène ainsi que les relations de celui-ci avec le système endocrinien de la femelle.

et n'ont pas été observées piquant les animaux. De telles observations ont été effectuées par : GIBBINS (1941) en Ouganda ; FAIN (1949, 1950) au Congo belge ; McRAE (comm. pers.) en Ouganda et GERMAIN (comm. pers.) dans le Sud-Cameroun. Ces femelles sont-elles autogéniques ou appartiennent-elles à une espèce jumelle différente, sympatrique ou allopatrique de *S. damnosum*? Le problème ne semble pas résolu à l'heure actuelle.

En dehors de ces différentes observations, dont il est difficile de tenir compte faute de posséder une explication précise d'un tel comportement, aucun cas d'autogenèse n'a jamais été signalé en ce qui concerne cette espèce. Seules les observations d'OVAZZA et coll. (*loc. cit.*) effectuées en zone de savane de Haute-Volta amèneraient à penser que le premier cycle pourrait, sinon s'effectuer en totalité, du moins « démarrer » sans que la femelle ait besoin de sang. Ces auteurs ont constaté en effet que certaines femelles étaient capturées sur appât humain alors que leurs follicules sont au stade II ou III de Christophers.

B. Observations personnelles.

1° Sur le terrain.

Ces observations ont été effectuées sur des femelles provenant des nombreux gîtes situés sur le cours supérieur de la Volta noire (chap. I, p. 16).

Nous verrons ci-dessous (p. 45) que les femelles de *S. damnosum* prennent, dans la très grande majorité des cas, leur repas sanguin alors que leurs follicules sont au stade I de Christophers. Or, dans cette région de la Volta noire, nous avons pu observer le phénomène suivant :

— durant la saison froide 1962 (janvier-février), il nous est arrivé de constater qu'un certain pourcentage de femelles nullipares capturées sur appât humain comportaient des follicules de premier ordre au stade II, voire III de Christophers, les femelles pares continuant à venir se gorger au stade I.

La température de l'eau des gîtes était en moyenne de 18°-19° C, ce qui est très froid pour une zone non montagneuse de l'Afrique ;

— à la suite de cette première observation, nous avons effectué un contrôle permanent de cette même série de gîtes durant la saison froide de 1964. Seules de très rares femelles nullipares ont pu être capturées aux stades IIa et IIb, la grande majorité de celles-ci venant piquer au stade I. Un contrôle de la température de l'eau nous a permis de constater que celle-ci n'a jamais été inférieure à 20° C, la moyenne étant de 21° C.

2° Au laboratoire.

Simultanément à ces deux enquêtes sur le terrain, nous avons effectué les expérimentations suivantes :

— Des femelles capturées sur appât humain, *avant* qu'elles n'aient eu le temps de se gorger, ont été conservées en captivité. Des dissections échelonnées durant les quatre jours suivant la capture ne nous ont pas permis de mettre en évidence un développement ovarien postérieur au stade III de Christophers pour l'année 1962 et au stade IIb pour 1964.

Étant donné que ces femelles capturées sur appât étaient vraisemblablement en quête d'un repas sanguin, cette méthode pouvait nous laisser dans l'ignorance d'une

certaine partie des femelles nullipares issues des mêmes gîtes qui, elles, n'avaient nullement besoin de se gorger, à quelque stade que ce soit de leur développement.

Afin de pallier cette cause d'erreur, nous avons récolté en de nombreux points répartis au hasard dans les gîtes préimaginaux, des nymphes mûres que nous avons fait éclore au laboratoire. Les femelles issues de ces nymphes avaient la possibilité de se gorger à volonté de jus sucré (solution de saccharose). Les dissections échelonnées nous ont montré que leurs follicules de premier ordre ne dépassaient pas le stade II. Notons cependant que ces femelles n'avaient pas copulé, de nombreux essais de fécondation artificielle n'ayant donné aucun résultat (essais effectués principalement par J. Coz qui obtient, par cette technique, d'excellents résultats pour les Anophèles).

C. Discussion.

Les observations de l'année 1962, correspondant à celles d'OVAZZA et coll. (*loc. cit.*), nous montrent que le développement ovarien des femelles de *S. damnosum* peut « démarrer » en l'absence de repas sanguin, ce qui correspond à un début d'autogénèse.

Sans vouloir nous étendre sur les facteurs physiologiques qui provoquent ce phénomène, nous constatons qu'il n'apparaît que lorsque la température de l'eau des gîtes préimaginaux est très basse, ce qui provoque un allongement de la vie préimaginale, donc l'absorption par les larves, d'une plus grande quantité de nourriture (cf. ci-dessus : réserves abdominales, p. 26).

Ces observations rejoindraient donc celles de RUBTZOV (*loc. cit.*).

Les femelles de *S. damnosum* peuvent-elles effectuer un cycle autogène complet ? Nos observations au laboratoire ne nous permettent pas d'envisager une telle hypothèse. Quoiqu'il en soit, ce phénomène, s'il existait, serait très localisé dans le temps et dans l'espace. En effet, il n'apparaît qu'en zone de savane (nous n'avons jamais pu le mettre en évidence en forêt) et seulement lorsque la température de l'eau des gîtes descend au-dessous d'une certaine limite, ce qui ne se produit d'ailleurs pas systématiquement chaque année (cf. année 1964).

En ce qui concerne la méthode d'échantillonnage par capture au moment du repas sanguin, ce phénomène peut donc être négligé et ceci nous donne la possibilité d'estimer que les femelles de *S. damnosum* présentent une concordance gonotrophique absolue : un repas sanguin, et un seul, est nécessaire à l'accomplissement de chaque cycle gonotrophique.

Nous pouvons donc conclure à la validité de notre méthode d'échantillonnage par capture sur appât humain, puisqu'elle nous permet, en toutes saisons et en tous lieux, d'établir le « contact », lors de chaque cycle gonotrophique avec les femelles anthropophiles de *S. damnosum*.

III. DURÉE DU CYCLE GONOTROPHIQUE

Nous avons mentionné ci-dessus que, dans l'immense majorité des cas, les femelles de *S. damnosum* présentaient une concordance gonotrophique absolue telle qu'elle a été définie par SWELLENGREBEL (1929). Il nous sera donc possible, dans la suite de notre exposé, d'utiliser la classification de BEKLEMISHEV (1940) qui consiste à diviser chaque cycle gonotrophique en trois phases successives :

1^{re} phase : c'est la période qui s'écoule entre la ponte et le repas sanguin suivant. En ce qui concerne les femelles nullipares cette première phase n'existe évidemment pas ; elle est remplacée par la période séparant l'éclosion imaginale du premier repas sanguin (cf. chap. III : longévité, p. 116).

2^e phase : cette phase correspond à la digestion sanguine et à la maturation des œufs.

3^e phase : cette période qui correspond à l'intervalle de temps séparant la ponte mûre de l'oviposition, est consacrée, par la femelle, à la recherche d'un lieu de ponte correspondant aux exigences préimaginales de l'espèce.

A. Première phase de BEKLEMISHEV.

1^o Rappel bibliographique.

La détermination de la durée de cette phase est basée essentiellement sur l'aspect et, surtout, la taille des reliques correspondant à la ponte précédente.

DETINOVA (1963, p. 136) a utilisé cette technique sur une population d'*Anopheles maculipennis messeae* provenant des environs de Moscou et a pu mettre en évidence que les deux tiers des femelles reprenaient un repas sanguin dans les huit premières heures qui suivent la ponte.

GILLIES (1953, 1954 ; in DETINOVA *loc. cit.*) a pu observer en Afrique orientale que les femelles d'*Anopheles gambiae* Giles se gorgent également peu de temps après la ponte.

GILLIES et WILKES (1963), ont pu mettre en évidence, pour *Anopheles funestus* Giles, en Afrique de l'Est également, une variation annuelle de la durée de cette première phase : durant la saison chaude, la majorité des femelles ne prennent leur repas sanguin que 24 heures après la ponte ; durant la saison fraîche, la plupart d'entre elles se gorgent immédiatement après la ponte. Cette variation, inverse de la deuxième phase, se traduit d'ailleurs par une durée du cycle gonotrophique pratiquement constante au cours de l'année, du moins en Afrique orientale.

En ce qui concerne les Simulies, peu d'observations ont été effectuées, à part celles de LEWIS (1960 a) sur *S. neavei* et (1960 b) sur *S. damnosum*, en zone forestière. Une phrase de cet auteur (1960 a, p. 101) nous semble résumer parfaitement les travaux effectués sur les Simulies : « The follicular relics of the banded form were usually much longer than those of four species of *Simulium* recently examined, namely *S. neavei* in eastern Uganda (a few), *S. damnosum* in West Africa and *S. metallicum* and *S. quadrivittatum* in British Honduras. The finding of large relics in the banded Simuliid, and the rapid shrinkage of relics in captive flies, together suggest that females usually bite very soon after laying eggs. »

OVAZZA et coll. (*loc. cit.*) mentionnent également que les femelles de *S. damnosum* possèdent de grosses reliques de ponte en début de saison froide, en zone de savane d'Afrique occidentale.

2^o Observations personnelles.

a) Durée de cette phase : ainsi que nous l'avons mentionné dans le paragraphe précédent (p. 33), nous avons pu estimer la durée de la phase I par la taille des reliques du cycle gonotrophique précédent. Dans la grande majorité des cas nous avons pu estimer que les femelles pares prenaient leur repas sanguin en moyenne 24 heures après la ponte ; c'est d'ailleurs le paramètre que nous avons adopté dans un article concernant

l'écologie des femelles de *S. damnosum* en rapport avec l'épidémiologie de l'Onchocercose (LE BERRE, BALAY, BRENGUES et Coz, 1964).

b) Variations de durée :

— En zone de savane, à certaines périodes de l'année, les femelles présentent des reliques de ponte de grande taille, traduisant ainsi une première phase très brève. Nous avons observé ce phénomène en début de saison froide, ce qui correspond aux observations de GILLIES et WILKES (*loc. cit.*) pour *A. funestus* et d'OVAZZA et coll. (*loc. cit.*) pour *S. damnosum*.

Nous avons également, mais plus rarement, constaté ce phénomène en zone de savane guinéenne, durant la saison des pluies.

— En zone forestière, par contre, l'enquête annuelle ne nous a pas permis d'observer de variations de durée de cette phase, les reliques de ponte ayant pratiquement le même aspect tout au long de l'année.

B. Deuxième phase de BEKLEMISHEV.

1^o Rappel bibliographique.

De nombreux travaux ont été consacrés à l'étude de cette deuxième phase, tant en zone tempérée qu'en zone tropicale.

SHLENOVA (1938, *in* DETINOVA, 1963) et DETINOVA (*loc. cit.*) ont pu déterminer avec exactitude, chez *A. maculipennis*, la durée de chaque cycle par une méthode mathématique faisant intervenir les conditions d'humidité et de température.

Pour la région éthiopienne, la durée du développement ovarien et les variations de celle-ci en fonction de la température sont bien connues pour *A. gambiae* et *A. funestus* depuis les travaux de GILLIES (1953).

En ce qui concerne les Simuliidae de cette même région, et particulièrement *S. damnosum*, les premières observations remontent à BLACKLOCK (1926 a), qui constate un accroissement de taille des ovaires proportionnel à la régression de volume du repas de sang correspondant ; l'auteur évalue à une semaine la durée de cet accroissement. Par la suite, WANSON et LEBIED (1948) estiment que le développement complet des follicules est de quatre jours ; ces auteurs écrivent : « La digestion est alors terminée et l'œuf au stade V. Les dissections pratiquées le 5^e jour et les jours suivants donnent des résultats semblables à ceux obtenus le quatrième jour. »

WANSON (1950) divise le développement folliculaire en cinq stades selon l'aspect et la taille que présentent les follicules ; cette division n'est d'ailleurs pas sans rappeler celle de CHRISTOPHERS (1911) pour les Culicidae (cf. DETINOVA, p. 18 et BERTRAM, p. 203).

LEWIS (1953), précise ces différentes observations et considère, d'une part la vitesse de digestion du sang, d'autre part la durée de développement des follicules. Il écrit : « The period of development varies from about two to three days. Some flies kept at 25° C. have, when handled, laid eggs 48 hours after sucking blood. »

Ce même auteur (1957, p. 349), reprenant les travaux de WANSON conserve la division du développement en cinq stades mais dédouble les deux premiers en IA, IB ; IIA, IIB. L'auteur précise, en outre que les femelles de *S. damnosum* viennent piquer au stade I. Par la suite, LEWIS et coll. (1961), obtiennent des pontes d'œufs ayant atteint leur maturité complète trois jours après le repas sanguin.

MARR (1962) confirme ces observations.

2° Observations personnelles.

Précisons tout d'abord que nous adopterons, dans la suite de notre exposé, la classification de CHRISTOPHERS (1911), modifiée par MER (1936), qui ajoute un stade N avant le stade I de ce dernier auteur.

a) Durée d'évolution des stades ovariens :

Méthodes d'étude : l'étude du développement folliculaire a été effectuée par examens, échelonnés dans le temps, de femelles capturées à proximité des gîtes après un repas de sang complet et mises immédiatement en cage. Ces cages, cubiques (30 cm d'arête), étaient recouvertes de coton constamment humidifié, ce qui entretenait une hygrométrie très élevée et créait l'obscurité à l'intérieur de la cage.

Résultats : nous avons pu observer, à la suite de LEWIS (*loc. cit.*) que les femelles de *S. damnosum* prennent, sauf rares exceptions (cf. ci-dessus, autogenèse, p. 41) leur repas sanguin alors que leurs follicules sont au stade I de Christophers.

Durée de ce développement en fonction de la température :

— 1^{re} observation : elle a été effectuée, en zone de savane guinéenne en janvier 1964, durant la saison sèche « froide ». L'humidification constante du coton entourant les cages nous a permis de maintenir en survie un certain nombre de femelles (plus d'une centaine) pendant un temps suffisant pour permettre le développement complet des follicules. A la température moyenne de 22°-23° C, les premières pontes mûres apparaissaient, dans ces conditions, 90 heures, soit environ quatre jours après le repas sanguin, les dernières pontes mûres survenant le cinquième jour.

— 2^e observation : elle a été effectuée en zone forestière, en septembre 1963, durant la saison des pluies, à la température moyenne de 27° C. Les premières pontes mûres sont apparues, au cours de nos dissections échelonnées, environ 70 heures, soit trois jours après le repas sanguin.

Étant donné les difficultés que présente la conservation en captivité des femelles de cette espèce, nous n'avons pu effectuer d'observations supplémentaires, notamment à une température moyenne plus élevée, et à des températures différentes dans la même zone bioclimatique.

Ces deux observations nous permettent cependant de constater :

— que la durée du développement ovarien varie en fonction de la température ;

— que les vitesses de développement que nous avons observées concordent avec celles indiquées par LEWIS et coll. (1961) et par MARR (1962).

Nous estimons donc que, dans les conditions climatiques de l'Afrique de l'Ouest, le chiffre de trois jours peut constituer une moyenne acceptable, sauf, ainsi que nous l'avons constaté, durant la saison froide, en zone de savane.

b) Variations en fonction de l'âge de la femelle.

Nous avons vu ci-dessus (p. 33), que les reliques de ponte sont susceptibles d'être observées jusqu'au stade IV du développement folliculaire suivant. Il nous a donc été possible de suivre l'état physiologique des femelles examinées.

Femelles nullipares : les résultats obtenus ont été de quatre jours à 22°-23° C et de trois jours à 27° C. Ce sont en effet ces femelles qui présentent le développement ovarien le plus rapide. Il convient de remarquer que le développement « démarre » très rapidement (dans les premières heures) après le repas sanguin.

Femelles pares : la dissection de ces femelles nous a montré que le développement folliculaire, contrairement aux femelles nullipares, ne débutait qu'avec un certain retard (18 à 24 heures) après le repas sanguin. Par la suite, nous avons pu observer une vitesse d'évolution pratiquement identique à celle des nullipares, donc, compte tenu du décalage initial ci-dessus mentionné, parallèle à cette dernière dans le temps.

Nous considérons donc que, toutes choses égales d'ailleurs, la durée d'évolution des follicules est, étant donné ce démarrage tardif, supérieure de 24 heures à celle des nullipares.

Faute de pouvoir les séparer, nous n'avons pu effectuer de différenciation entre les femelles multipares et primipares.

C. Troisième phase de BEKLEMISHEV.

1° Rappel bibliographique.

Ainsi que l'écrit DETINOVA (*loc. cit.*, p. 140) : « La durée de la troisième phase, depuis la maturation des œufs jusqu'à l'oviposition, a été la moins étudiée des trois... »

Ce même auteur (p. 139), cite les expérimentations de TAIROVA (1957), qui a pu constater, par coloration de femelles gravides d'*A. maculipennis* et recapture de celles-ci, que cette phase n'excédait pas 24 heures dans les conditions locales.

En ce qui concerne les Simulies, nous séparerons d'emblée les observations enregistrées à partir de femelles vivant dans leurs biotopes naturels, de celles qui ont été effectuées sur des femelles vivant dans des conditions anormales, voire purement artificielles.

— Pour la première catégorie de femelles, nous ne pouvons malheureusement citer que les observations de BENNETT (1963) effectuées sur *Simulium rugglesi* N et M. au Canada. Cet auteur a pu déterminer que des femelles marquées aux radio-éléments (phosphore ³²P) effectuaient de quatre à six cycles gonotrophiques en 28 jours. Étant donné la durée probable du développement ovarien dans cette région tempérée froide, il nous est donc possible d'estimer que les femelles de cette espèce pondent assez rapidement après que leurs œufs soient arrivés à maturité.

— La deuxième série d'observations a été effectuée sur des femelles maintenues en captivité, donc en l'absence de gîtes permettant l'oviposition normale.

BLACKLOCK (1926 b, p. 209), observe, pour *S. damnosum*, une durée de cycle de sept à dix jours, ce qui signifie, compte tenu de la durée de la deuxième phase, une rétention de ponte minimum de quatre jours.

WANSON (1950, p. 705) écrit, pour *S. damnosum* également : « La ponte a lieu 120 heures à 168 heures après la prise de nourriture... »

MARR (1962) constate que les femelles de cette même espèce, maintenues en captivité, pondent du sixième au neuvième jour après le repas sanguin.

Ces différents résultats sont donc pratiquement identiques : en captivité, les femelles gravides de *S. damnosum* effectuent une rétention de ponte de trois à cinq jours.

Enfin, MARR et LEWIS (1964), à propos de leurs observations concernant les populations de *S. damnosum* en zone de gîtes préimaginaux interrompus durant la saison sèche (cette situation est en quelque sorte un compromis des deux catégories ci-dessus, les femelles vivant dans les conditions de la nature mais en l'absence de gîtes), estiment que les femelles ont la possibilité d'effectuer, durant cette période critique, une rétention de ponte de longue durée. Ils écrivent en effet (p. 559) : « In the dry-season, this species

may be comparable to *Anopheles gambiae* Giles, which can lay on a dry surface in the laboratory, and has several times been found in a gravid condition apparently awaiting a rise in humidity... »

2° Observations personnelles.

a) Femelles se trouvant dans des conditions normales de vie :

Étant donné que les difficultés d'élevage, ou simplement de mise en survie n'ont pas permis, du moins jusqu'à présent, l'application des techniques de marquage aux femelles de *S. damnosum*, il convient d'avouer que nous sommes particulièrement désarmés en ce qui concerne l'étude de cette troisième phase. Nous avons cependant essayé d'estimer sa durée d'une manière indirecte, en nous adressant aux catégories de femelles suivantes (cf. fig. 7) :

- I : femelles gorgées mises en survie et conservées en captivité jusqu'à la ponte mûre (cf. ci-dessus : durée de la deuxième phase).
- II : femelles gravides capturées au piège lumineux (cf. chap. III : lieux de repos, p. 74).
- III : femelles capturées sur les lieux de ponte, durant l'oviposition (cf. ci-dessus : durée de la première phase).
- IV : femelles capturées dans les conditions normales, sur appât humain, l'état des reliques de ponte permettant alors d'évaluer la durée de la phase I faisant suite à la ponte.

	I : Femelles conservées en survie en captivité.	II : Femelles gravides capturées au piège lumineux.	III : Femelles capturées sur les gîtes naturels avant l'oviposition.	IV : Femelles capturées sur appât humain avant gorgement.
Degré d'évolution du follicule de 1 ^{er} ordre.	Stade V	Stade V	Stade V ou Reliques de ponte de très grande taille.	Reliques de ponte de de taille variable, selon la durée de la phase I suivante.
Degré d'évolution du follicule de 2 ^e ordre.	Stade N (de MER)	Stade N	Stade N	Stade I (de CHRISTOPHERS).
Pourcentage de femelles ayant encore du sang résiduel dans l'intestin moyen ou postérieur.	environ 50 %	environ 30 %	environ 30 %	chez les femelles présentant des reliques de grande taille : environ 10 % chez les femelles présentant des reliques de taille réduite : plus de sang résiduel du cycle précédent.

Fig. 7 : Degré d'évolution des follicules de premier et de deuxième ordre et pourcentage approximatif de repas de sang résiduel chez les femelles de *S. damnosum* capturées par différentes méthodes.

Pour chacune de ces catégories, nous avons tenu compte des éléments suivants :

— stade présenté par le follicule de second ordre, succédant au follicule en développement ;

— pourcentage approximatif des femelles présentant du sang résiduel (reste du repas précédent) soit dans leur intestin moyen, soit dans leur intestin postérieur (principalement dans l'ampoule rectale). Le tableau ci-dessus (fig. 7) nous permet de constater que les renseignements procurés par l'étude du follicule de second ordre ne sont d'aucune utilité, celui-ci ne passant du stade N de Mer au stade I de Christophers qu'après que l'œuf correspondant au follicule de premier ordre ait été pondu.

Par contre, en ce qui concerne l'évolution du repas sanguin, nous constatons que la différence existant entre les femelles des catégories I et II d'une part, III d'autre part, n'est pas sensible. Il est donc permis de penser que l'intervalle de temps séparant le moment où la ponte est mûre de l'oviposition n'est pas, dans les conditions normales de vie, de longue durée.

Nous estimerons donc que, lorsque les femelles de *S. damnosum* se trouvent dans de telles conditions, c'est-à-dire à proximité d'un lieu de ponte correspondant aux exigences de l'espèce, la troisième phase de BEKLEMISHEV n'a pas une durée supérieure à 24 heures. C'est ce paramètre que nous utiliserons lors de nos estimations mathématiques de la probabilité de survie des femelles de *S. damnosum* (chap. III : longévité, p. 117).

b) Femelles se trouvant dans des conditions anormales.

— Femelles en captivité : quelques rares femelles gorgées conservées en captivité afin d'étudier la durée de la deuxième phase (cf. ci-dessus) ont pondu le huitième ou le neuvième jour après le repas sanguin. Étant donné la durée du développement ovarien, nous pouvons donc constater que ces femelles ont effectué une rétention de ponte de cinq à six jours, ce qui correspond aux observations des différents auteurs cités ci-dessus.

— Femelles se trouvant dans des conditions naturelles anormales ; cette situation peut se rencontrer :

— en zone de savane sèche, pendant la période d'interruption des gîtes (cf. MARR et LEWIS, 1964 ; LAMONTELLERIE, 1963 ; OVAZZA et coll. *loc. cit.*),

— dans toute l'aire de répartition de l'espèce, pour les femelles prenant leur repas sanguin à une distance parfois considérable de leur gîte originel. Nous verrons en effet (chap. III : dispersion, p. 89) que ces femelles n'effectuent pas obligatoirement leur repas sanguin ni leur développement ovarien à proximité d'un gîte favorable à l'oviposition et au développement préimaginal.

Nous exposerons plus loin nos observations ainsi que nos hypothèses concernant ces femelles dispersives.

D. Conclusions. Durée totale du cycle.

A partir des observations développées ci-dessus, nous pouvons conclure :

— que la durée de la première phase (intervalle entre la ponte et le repas sanguin suivant) est, en moyenne, d'une journée,

— que la durée de la deuxième phase (développement folliculaire) varie en fonction

des facteurs extrinsèques (température) et intrinsèques (âge de la femelle). Nous estimerons que cette durée est, dans les conditions climatologiques générales de l'Afrique de l'Ouest :

- de trois jours pour les femelles nullipares ;
- de quatre jours pour les femelles pares,

— que la durée de la troisième phase (intervalle entre l'état de maturation des œufs et l'oviposition) n'est pas, dans les conditions normales de vie et à proximité d'un gîte préimaginal, supérieure à une journée. Par mesure de prudence, et afin de faciliter les calculs, c'est cette durée que nous adopterons.

On peut donc estimer que la durée globale du cycle gonotrophique est de :

- 4 jours pour les femelles nullipares
(2^e phase : 3 j. + 3^e phase : 1 j.)
- 6 jours pour les femelles pares
(1^{re} phase : 1 j. + 2^e phase : 4 j. + 3^e phase : 1 j.).

Nous verrons par ailleurs (chap. III : longévité, p. 122) que les courbes théoriques obtenues en utilisant ces paramètres correspondent parfaitement aux courbes réelles obtenues par une méthode différente.

Nous avons développé dans le premier paragraphe de ce chapitre les méthodes permettant de déterminer l'âge physiologique des femelles de *S. damnosum*.

Ces méthodes ne pouvant nous permettre d'aller plus loin que la séparation nullipares/pares, la détermination de la durée du cycle gonotrophique ainsi que des variations de cette durée a fait l'objet de notre second paragraphe.

Il nous est donc actuellement possible d'évaluer mathématiquement (méthode de Coz et coll. 1961) :

- l'âge chronologique moyen des femelles composant les populations *en équilibre* ;
- le nombre de cycles gonotrophiques effectués en moyenne, par les femelles composant ces populations. Ces deux points, très importants en ce qui concerne la dynamique des populations, acquièrent une importance encore plus grande lorsque l'on s'adresse à une espèce hématophage vectrice. Ils seront développés au cours du chapitre III (longévité, p. 114 et 127).

En liaison avec cette étude du cycle gonotrophique, certains phénomènes biologiques ou physiologiques sont susceptibles d'influencer la dynamique des populations ou la bonne interprétation de cette dynamique. Il s'agit particulièrement de la fécondité des femelles et des variations de cette fécondité en fonction de certains facteurs (âge de la femelle, taille, quantité de sang ingérée), que nous allons étudier maintenant.

IV. FÉCONDITÉ DES FEMELLES

A. Rappel bibliographique.

La fécondité des femelles de Diptères Nématocères hématophages ainsi que les facteurs qui l'influencent ont fait l'objet de nombreux travaux et sont actuellement bien connus.

Étant donné leur importance médicale, ce sont naturellement les Culicidae qui ont suscité le plus grand nombre de recherches¹ :

DETINOVA (1955) observe que le nombre d'œufs pondus par les femelles d'*A. maculipennis* décroît régulièrement en fonction de l'âge physiologique de celles-ci. En 1963, ce même auteur prend en considération, en tant que facteur susceptible d'influencer cette fécondité, non seulement l'âge des femelles, mais également la taille des individus et la saison à laquelle sont effectuées les observations. La relation entre la taille et le nombre d'œufs pondus avait d'ailleurs été constatée auparavant par BEKLEMISHEV (1944 ; in GILLIES, 1958).

VOLOZINA (1963), observe que les femelles d'*Aedes* sp. ingèrent de moins en moins de sang au cours de leurs cycles gonotrophiques successifs, ce qui apporte une explication aux observations de DETINOVA (*loc. cit.*).

En ce qui concerne les espèces culicidiennes de la région éthiopienne, DETINOVA et GILLIES (1963) écrivent : « There is no very obvious decline in fertility with age such as has been observed in *A. maculipennis*. Considerable variations in size of egg batch between different individuals of the same age was noticed, but observations on wing measurement suggest that these are primarily associated with differences in size of Insect. »

Il apparaît donc que différents facteurs influencent la fécondité des femelles de Culicidae :

— Age de la femelle : plus la femelle est âgée, moins le nombre d'œufs élaborés et pondus par cycle gonotrophique est élevé.

— Taille de la femelle : il existe un rapport direct entre la taille des femelles et leur fécondité, cette taille étant d'autre part influencée par les conditions de vie préimaginale.

— Quantité de sang ingérée : étant donné que les femelles ingèrent de moins en moins de sang à mesure de leur vieillissement, ce facteur est en liaison directe avec l'âge des femelles.

Simuliidae :

LEWIS (1957, p. 349) écrit : « In *S. damnosum*, less than 250 (oocytes) or more than 500 may develop. »

En 1958 (a, p. 225), ce même auteur envisage, pour la même espèce, les différentes causes de variations signalées ci-dessus.

— Age de la femelle : l'auteur écrit : « The difference between the number of eggs in nulliparous and in parous flies was often so marked that gravid parous flies could be recognized during dissection by the small size of their ovaries. »

— Taille des individus : l'auteur ne peut mettre en évidence de corrélation entre la taille et la fécondité, excepté chez les femelles pares.

— Repas sanguin : l'auteur constate, chez un certain nombre de femelles nullipares, une corrélation étroite entre la quantité de sang ingérée et le nombre de follicules en développement.

En ce qui concerne le nombre d'œufs que peut pondre une femelle à l'issue d'un cycle gonotrophique, LEWIS (1960 b) compare, pour *S. damnosum* également, ses

(1) DETINOVA (1963) et CLEMENTS (1963, p. 185) présentent, en ce qui concerne cette famille, des revues bibliographiques très détaillées.

résultats en zone forestière (Sud Cameroun) et en zone de savane sèche (Nord Nigéria, *loc. cit.*). Il dénombre une moyenne de 672 œufs pour les femelles de la première région et de 536 pour les femelles de la deuxième zone, ce qui constitue une différence considérable.

B. Observations personnelles.

Précisons tout d'abord que, étant donné les difficultés que présente, chez *S. damnosum*, la conservation des femelles en captivité pendant le temps nécessaire au développement complet de leurs ovaires, nous avons dénombré les follicules alors qu'ils étaient encore au stade I, c'est-à-dire au début de leur développement. Le nombre de follicules à ce stade est, évidemment, toujours supérieur au nombre d'œufs pondus à l'issue du cycle gonotrophique correspondant (un certain nombre de follicules dégénérant au cours du développement) mais suit, chez une même femelle, une évolution quantitative parallèle. Cette méthode, si elle n'a pas de valeur absolue, nous a permis néanmoins d'effectuer certaines comparaisons.

1° Fécondité en fonction de l'âge.

Le tableau ci-joint (fig. 8) montre que le nombre moyen des follicules de stade I est, pour chaque exemple, nettement plus élevé chez les femelles nullipares qu'il ne l'est chez les femelles pares. Cette même différence se retrouve d'ailleurs pour les nombres minimum et maximum obtenus pour chacune de ces deux catégories de femelles.

Zone et date	NULLIPARES				PARES			
	Nombre de femelles	Nombre de follicules (stade I) par femelle			Nombre de femelles	Nombre de follicules (stade I) par femelle		
		Moyenne	Maximum	Minimum		Moyenne	Maximum	Minimum
Limite Savane guinéenne-soudanienne (LANVIERA), janvier 1964	35	568	762	436	65	478	732	234
Forêt tropicale (BANDAMA)								
Septembre 1963	31	810	1012	632	7	618	916	472
Décembre 1963	13	768	958	646	12	556	750	458

Fig. 8. — Nombre de follicules au stade I chez les femelles de *S. damnosum*, en fonction de l'âge physiologique et de la zone bioclimatique.

Ce tableau nous montre également que la diminution du nombre des follicules chez les femelles pares est plus importante en forêt (rapport pares/nullipares : 0,76 et 0,72) qu'en savane (0,84). Or, étant donné la longévité plus grande des femelles de savane (chap. III : longévité, p. 123), donc la possibilité pour ces femelles d'effectuer

un plus grand nombre de cycles, c'est dans cette zone que nous aurions dû observer la diminution la plus importante, du moins si l'on admet une régression régulière du nombre d'œufs pondus à l'issue de *chaque* cycle.

2° Fécondité en fonction de la taille.

Nous avons pu observer (LE BERRE, non publié) au cours de nos différentes enquêtes, des variations considérables de la taille des femelles. Ces variations, en relation avec les conditions de vie préimaginale (température de l'eau, quantité de nourriture larvaire), ont été constatées :

— dans le temps, à partir d'individus provenant d'un même gîte, à des saisons différentes,

— dans l'espace, les femelles de zone forestière présentant, *en moyenne*, une taille supérieure à celles de savane.

Nos observations de zone forestière (fig. 8), bien qu'effectuées sur un petit nombre de femelles, nous montrent une diminution entre les moyennes de septembre et celles de décembre. Or, nous avons pu établir, entre ces deux périodes, une diminution de la taille des femelles capturées. Malgré le petit nombre d'exemplaires examinés, il semble donc qu'on puisse établir une relation entre les deux phénomènes.

Nous avons également pu constater qu'à taille égale et âge physiologique équivalent, les femelles de forêt présentaient un plus grand nombre d'oocytes que celles de savane, ce qui n'est pas sans rapport avec les observations de LEWIS (1960 b).

3° Fécondité en fonction de la quantité de sang ingérée.

Nous n'avons personnellement effectué aucune observation à ce sujet.

4° Nombre total d'œufs pondus par une femelle.

Le nombre total d'œufs pondus dépend du nombre de cycles qu'une femelle a la possibilité d'effectuer donc, essentiellement, de la durée de vie de celle-ci. Le tableau ci-dessus (fig. 8) nous permet d'estimer que, lors de sa première ponte, une femelle peut déposer :

— en zone de savane : un nombre d'œufs compris entre 436 (nombre de follicules au début du développement) et 234 (nombre de follicules au stade I au début d'un des cycles suivants). Les femelles de cette zone ayant la possibilité d'effectuer 4, voire 5 cycles successifs (chap. III : longévité, p. 127), le nombre minimum global est donc nettement supérieur à ce chiffre ;

— en zone forestière : un nombre d'œufs minimum compris entre 632 et 458. Étant donné la faible longévité des femelles de cette zone, on peut considérer que le nombre global d'œufs pondus par celles-ci n'est que rarement supérieur à ce chiffre.

Étant donné le grand nombre d'œufs pondus, on peut donc estimer que la fécondité des femelles ne constitue jamais un facteur influençant la dynamique des populations de *S. damnosum* et ceci, quelle que soit la zone bioclimatique envisagée.

5° Conclusions.

Nos observations nous permettent de conclure que, chez les femelles de *S. damnosum* d'Afrique occidentale :

— il existe une corrélation très nette entre l'âge des femelles et le nombre de folli-

cules que contiennent leurs ovaires, ce qui correspond aux observations de LEWIS (*loc. cit.*) pour la même espèce ;

— il est possible d'estimer que ce nombre varie également en fonction de la taille ;

— étant donné le nombre d'œufs pondus, ce facteur n'influence aucunement la dynamique des populations.

Certains phénomènes, difficiles à interpréter, mériteraient cependant une étude de plus grande envergure.

PARASITES ET PRÉDATEURS

Les parasites et les prédateurs ayant une influence considérable sur la dynamique des populations, nous rappellerons ici, très brièvement, les différentes observations effectuées à leur sujet chez les Simuliidae et, plus particulièrement, chez *S. damnosum*.

I. FORMES PRÉIMAGINALES

GRENIER (1953, p. 47) a présenté une revue détaillée des prédateurs et parasites des formes préimaginales de Simulies¹. Nous n'y reviendrons pas et ceci d'autant plus qu'en ce qui concerne *S. damnosum* peu d'observations semblent avoir été effectuées, à l'exception du parasitisme par Mermithidae, qui apparaît durant la vie larvaire et peut se poursuivre chez l'adulte (cf. ci-dessous).

II. IMAGOS

A. Prédateurs.

BALAY et GRENIER (1964), ont également présenté, en plus de leurs observations personnelles, les rares références qui se rapportent aux prédateurs d'imagos de *S. damnosum*.

B. Parasites.

Les observations concernant le parasitisme des imagos et principalement de la femelle de *S. damnosum* sont heureusement plus nombreuses et un certain nombre de parasites sont actuellement connus.

1° *Onchocerca volvulus* Leuckart.

a) Bibliographie : ce Nématode étant l'agent pathogène de l'Onchocercose humaine a fait naturellement l'objet de multiples recherches. Depuis les remarquables travaux

(1) Il convient d'ajouter à cette liste le travail de SOMMERMAN (1962) et de JENKINS (1964).

de BLACKLOCK (1926 a et b) qui fut, rappelons-le, le premier à établir de façon certaine le rôle des femelles de *S. damnosum* dans la transmission de l'Onchocercose humaine, la partie du cycle effectuée par les larves de ce Nématode dans l'Insecte vecteur est bien connue. Certains auteurs ont par ailleurs apporté des précisions supplémentaires à cette première étude ; c'est ainsi que LEWIS (1953) a étudié dans le détail les modalités du passage des microfilaries ingérées à travers la paroi intestinale de la femelle, ainsi que le rôle de la membrane péritrophique qui, englobant avec le sang une quantité importante de microfilaries, limite considérablement la transmission¹.

Durée du cycle : BLACKLOCK (1926 a), WANSON et coll. (1945), MUIRHEAD-THOMSON (1957) et DUKE (1962), ont étudié, au laboratoire, la durée de la partie du cycle effectuée chez la femelle de *S. damnosum*. Les résultats obtenus par ces différents auteurs concordent de façon remarquable : les microfilaries métacycliques, infestantes, apparaissent de six à huit jours après le repas de sang infestant.

Nombre de microfilaries ingérées : ainsi que l'écrit LEWIS (1953) : « The number of microfilariae that may be taken up when a fly bites is very variable and depends on the intensity of infection of the person bitten, the area of skin selected and other factors. » Précisons que STRONG et coll. (1934) ont pu dénombrer jusqu'à 1.000 microfilaries dans un seul repas sanguin.

Nombre de filaires en fin de cycle : il semble que le maximum de microfilaries métacycliques dénombrées chez une femelle soit de 69 (DUKE, 1962).

Cependant, CROSSKEY (1957) dans ses dissections de femelles capturées dans la nature, observe un maximum de 4, la moyenne étant de 1,6 microfilaire par femelle présentant une infestation métacyclique.

Taux d'infestation : les résultats obtenus par les différents auteurs sont également très variables selon la localisation géographique, la saison, l'âge moyen des populations étudiées, etc.

LEWIS (1953) au Soudan, observe un pourcentage maximum de 8,5 % de femelles présentant une infestation métacyclique.

Ce même auteur, au Nigéria, observe un pourcentage de 4 % mais cette fois en ne tenant compte uniquement que des femelles pares.

CROSSKEY (1957) met en évidence, au Nigéria, un pourcentage moyen de 1,1 %.

Effet du parasitisme sur les femelles :

BATES (1949, p. 194) écrit à propos des femelles de Culicidae : « Both the Filaria and the Mermithids often cause considerable injury to their mosquito hosts. » Nous examinerons plus en détail, dans le prochain chapitre, les conséquences que peut avoir le parasitisme par *O. volvulus* sur le comportement des femelles de *S. damnosum* (chap. III : dispersion, p. 90 ; longévité, p. 127).

b) Observations personnelles.

Nous n'avons effectué aucune expérimentation suivie en ce qui concerne la durée du cycle chez la femelle.

Nombre de microfilaries ingérées : le maximum de microfilaries que nous avons dénombrées dans un repas sanguin dépasse 600, ce qui semble correspondre aux observations des différents auteurs.

(1) Nous passerons délibérément sous silence les affirmations de LEBIED (1961), affirmations toutes gratuites et d'ailleurs rédigées dans une langue pour le moins hermétique.

Nombre de microfilaries en fin de cycle : chez les femelles infestées, capturées au moment du repas sanguin, nous n'avons jamais observé plus de trois microfilaries métacycliques, la moyenne étant légèrement supérieure à 1.

Par contre, les femelles capturées dans la végétation avant qu'elles n'aient effectué le repas de jus sucré précédant ce repas sanguin, nous ont permis de dénombrer jusqu'à 6 microfilaries métacycliques chez la même femelle, ce qui semblerait correspondre aux observations de WANSON et coll. (1945) et de DUKE (1962). Ces auteurs estiment en effet qu'un certain nombre de microfilaries ont la possibilité de quitter leur hôte durant ce repas de jus sucré. Une expérimentation de plus grande amplitude serait cependant nécessaire avant de conclure que le repas de jus sucré constitue une limitation sérieuse à la transmission de l'Onchocercose.

Taux d'infestation : aucune observation particulière n'a été effectuée sur une période de longue durée. Cependant, étant donné l'âge moyen moins élevé des populations forestières, donc la plus grande proportion de femelles nullipares dans ces populations, le taux d'infestation calculé sur la totalité des femelles est évidemment plus faible qu'en région de savane. Si l'on ne tient compte que des femelles paires, ce taux d'infestation se situe aux environs de 1,5 %, du moins en ce qui concerne les zones de savane guinéenne et de forêt que nous avons étudiées.

2° *Mermithidae*.

a) Bibliographie : les modalités du parasitisme des formes préimaginales et imaginaires de *Simuliidae* par ces Nématodes ont été parfaitement observées et décrites par WELCH (1964) et PHELPS et DE FOLIART (1964). De plus, LEWIS et IBAÑEZ (1962) observent, dans leurs captures que les femelles parasitées par *Mermis* piquent plus rapidement que les femelles saines, ils écrivent : « Parasitism caused them to bite more readily than healthy flies. »

SHIPITSINA (1963) observe, sur des espèces paléarctiques, que les femelles parasitées par ce Nématode possèdent, pour la plupart, des ovaires atrophiés.

En ce qui concerne *S. damnosum*, LEWIS (1953) au Soudan, et (1958 a) dans le nord de la Nigéria, met en évidence ce parasite. OVAZZA et coll. (*loc. cit.*) le retrouvent également dans certains gîtes très localisés de la Volta noire et observent que, sauf très rares exceptions, les femelles parasitées présentent des ovaires atrophiés.

b) Observations personnelles : nous n'avons pu mettre en évidence ce parasite que chez les femelles issues de certains gîtes très localisés. En effet, dans l'ensemble de nos zones d'études, seules les femelles provenant de la Comoë (chap. I : présentation des zones, p. 16) ont été trouvées parasitées.

Effet du parasitisme sur l'hôte : nous avons pu observer que la très grande majorité des femelles parasitées possèdent des ovaires atrophiés, ce qui rejoint les observations des différents auteurs. Nous verrons ultérieurement (chap. III : dispersion, p. 90) que cette atrophie ovarienne ne perturbe pas le comportement des femelles ; celles-ci prennent en effet un repas sanguin et se dispersent de manière analogue aux femelles saines.

De nombreuses dissections effectuées à partir de mâles parasités (obtenus *ex-nympha*) ne nous ont jamais permis de mettre en évidence de modifications des pièces génitales externes analogues à celles qui furent observées par REMPEL (1940, *in* WIGGLESWORTH, 1953, p. 71) chez certains Chironomides parasités par des *Mermis*, ou qui ont été constatées chez les Simulies, pour lesquelles on a formulé l'hypothèse d'un parasitisme par ces Nématodes (EDWARDS, 1931¹ ; GRENIER et BERTRAND, 1949).

(1) Cette référence citée par GRENIER et BERTRAND (*loc. cit.*).

3° *Autres parasites.*

a) Bibliographie : LEWIS (1953, p. 618) présente une liste détaillée des différents parasites qu'il a pu observer chez les femelles de *S. damnosum* : Flagellés, Microsporidies, Ciliés, en ce qui concerne les protozoaires ; divers Nématodes, et même une larve d'Hyménoptère Chalcidien pour les métazoaires.

Ce même auteur (1960 b, p. 221), à propos de la présence de Microsporidies dans les ovaires des femelles observe que les femelles nullipares présentent un taux de parasitisme plus élevé que les femelles pares ; il en déduit que les femelles parasitées ont une durée de vie moins importante que les femelles saines.

LEWIS et coll. (1961) retrouvent ces Microsporidies chez les femelles provenant du Nord-Ghana.

JENKINS (1964) présente une liste très complète des parasites observés chez les femelles de Simulies.

OVAZZA et coll. (*loc. cit.*), observent la présence d'un Nématode non identifié, enroulé en spirale dans les tubes de Malpighi de femelles provenant de certains gîtes de la Volta noire et de ses affluents.

b) Observations personnelles : nous avons pu observer la présence de la plupart des parasites mentionnés ci-dessus chez des femelles provenant des régions de savane dans lesquelles ont été effectuées nos enquêtes. Par contre, nous n'avons jamais pu mettre en évidence aucune forme de parasitisme (décelable au microscope) chez les femelles issues des gîtes de notre zone forestière.

CHAPITRE III

ÉTUDE ÉCOLOGIQUE

Les deux chapitres précédents ont été consacrés :

- à la présentation des techniques et des différentes zones d'étude ;
- à l'exposé des résultats obtenus en ce qui concerne certaines particularités biologiques et physiologiques (modifications histologiques nous permettant de déterminer l'âge physiologique des femelles, cycle gonotrophique, parasitisme).

Nous allons maintenant, en nous appuyant largement sur les résultats exposés ci-dessus, présenter nos différentes observations concernant l'écologie de *S. damnosum*.

Dans une première partie nous étudierons successivement diverses formes d'activité de l'imago : rythme de piqûre de la femelle ; lieux de repos ou d'attente ; dispersion.

La deuxième partie de ce chapitre sera consacrée plus particulièrement à l'étude de la dynamique des populations et des facteurs qui l'influencent : facteurs intrinsèques (longévité de la femelle) ; facteurs extrinsèques influençant les formes préimaginales ou imaginale.

PREMIÈRE PARTIE

Activité des Imagos

RYTHME JOURNALIER DE PIQÛRE

L'activité d'un Insecte, sous quelque forme qu'elle se présente (ponte, éclosion, etc.), n'est jamais constante et varie en fonction des différentes heures du jour et de la nuit. Ces rythmes journaliers, comme l'a démontré HARKER (1961), sont étroitement liés aux variations nycthémérales de luminosité, de température, d'hygrométrie, etc.

En ce qui concerne les Insectes hématophages, le rythme journalier de piqure¹ revêt une particulière importance du point de vue des méthodes d'échantillonnage, puisque le « contact » entre l'hôte vertébré et l'Insecte (généralement du sexe femelle) ne s'établit qu'au moment où celui-ci vient effectuer son repas sanguin. D'autre part, ce rythme constitue un facteur essentiel dans l'épidémiologie des maladies transmises par ces Insectes.

I. RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

Dès 1903, MARCHOUX et coll., dans une étude sur *Aedes aegypti* L. vecteur de la fièvre jaune, ont remarqué que les femelles nullipares piquent durant le jour, les femelles pares piquant de préférence la nuit.

HADDOW (1952), dans une étude sur *Haematopota nefanda* Edw. (Tabanidae) écrit que le rythme de piqure de cet Insecte ne peut être entièrement expliqué par les conditions microclimatiques et que d'autres facteurs, tels que l'âge ou le fait pour la femelle de prendre son premier ou son second repas de sang, doivent être pris en considération.

Les premières observations sur les horaires de piqure des Simulies ont été effectuées par DRY², qui écrit, dès 1921 : « The flies are active... from about seven o'clock in the morning until five in the afternoon and especially so in afternoon. Very little is seen of them when rain is falling and I was told... that the flies are not so active in intense sunshine as when the sun is less high. »

Par la suite, BLACKLOCK (1926a), sur *S. damnosum*, effectue une constatation analogue : les femelles ne se manifestent pas avant 6 heures et après 18 heures.

D'autres auteurs : L. DAVIES (1957a) dans une étude sur *S. ornatum*, espèce paléarctique, LEWIS (1956a et b ; 1958a ; 1960b), CROSSKEY (1955) et CRISP (1956) entreprennent, ces derniers auteurs pour *S. damnosum*, des études systématiques et effectuent des séries de captures journalières, obtenant des résultats de plus en plus précis quant aux variations horaires du nombre des femelles capturées.

D'après les observations de ces auteurs, il est possible d'établir que la répartition des femelles durant la journée est régie par deux facteurs : l'âge de la femelle d'une part, les conditions microclimatiques d'autre part. Nous allons donc passer successivement en revue les références se rapportant à chacun de ces facteurs.

(1) Les autres rythmes journaliers d'activité des adultes de *S. damnosum* n'ont pas fait de notre part l'objet d'observations particulières. Il nous semble cependant utile de mentionner dans ce travail les références les plus récentes les concernant : — rythme d'éclosion des imagos : MARR (1962) ; — rythme de ponte des femelles : BALAY (1965) ; — rythme d'accouplement : BEQUAERT (in « Onchocerciasis », 1934, p. 119), PETERSON (1962) ; pour *S. damnosum* : observation de WANSON (1950, p. 713).

En outre, un certain nombre d'observations ont été effectuées concernant les repas de jus sucré que prennent les adultes des deux sexes (cf. GRENIER, 1953, p. 38) sans qu'aucun rythme journalier précis n'ait pu être mis en évidence.

(2) Notons ici que les travaux de cet auteur, tant sur le plan entomologique que sur le plan épidémiologique sont bizarrement tombés dans l'oubli. Il convient en effet de rappeler que si BLACKLOCK (1926 a et b) mit le premier en évidence la transmission d'*O. volvulus* par *S. damnosum*, DRY fut le premier chercheur à établir la relation entre une maladie (*Simulium* disease) présentant tous les symptômes de l'Onchocercose, dont la cécité, et les foyers de *S. neavei* ; l'auteur écrit à ce sujet : « These facts, therefore, do indicate coincidence of distribution of the disease and *Simulium*. »

A. Age de la femelle.

DUKE (1960), pour deux espèces de Tabanidae : *Chrysops silacea* Austen et *Chrysops dimidiata* Wulp, HAMON (1962a et b) pour trois espèces d'Anophèles (*Anopheles coustani* Laveran, *Anopheles flavicosta* Edw., *A. funestus*) et Coz (1964) pour *A. gambiae* ont pu mettre en évidence des rythmes journaliers différents entre les femelles pares et les femelles nullipares dans les populations étudiées.

Par contre, il convient cependant de citer les multiples expérimentations de GILLIES (1957), GILLET (1957), HADDOW (1961) et CORBET (1961), qui n'ont jamais pu observer une différence constante entre les cycles d'agressivité des femelles appartenant aux deux couches de populations chez de nombreuses espèces de moustiques ; c'est d'ailleurs également le cas de HAMON (1962a et b) et de Coz (1964) qui, mises à part les espèces précédemment citées, n'ont pu obtenir de courbes bien distinctes entre les cycles de piqûres des femelles pares et nullipares chez d'autres espèces de Culicidae.

En ce qui concerne les Simuliidae, L. DAVIES (1957b et 1963), à partir d'observations effectuées en zone tempérée sur *S. ornatum* et *S. venustum*, met en évidence le fait que les jeunes femelles et les femelles âgées ne réagissent pas de la même façon aux conditions extérieures.

LEWIS (1956a), partant de l'observation que la proportion de femelles infestées par des formes métacycliques d'*O. volvulus* est plus importante au milieu du jour, conclut que les femelles âgées de *S. damnosum* piquent principalement avant 13 heures, les femelles nullipares étant capturées plus tard dans l'après-midi. Le même auteur en 1958 (a) et 1960 (a et b), confirme ses précédentes observations, à la fois sur *S. damnosum* et *S. neavei* : les femelles pares piquent principalement dans la matinée et au milieu du jour ; les femelles nullipares piquent en majorité dans l'après-midi.

Cet auteur précise, en outre, que les femelles pares qui prennent leur repas sanguin dans l'après-midi le font plus tôt que les femelles nullipares.

LEWIS et coll. (1961), dans une enquête en zone de savane en fin de saison des pluies, ne peuvent mettre en évidence de sommet matinal ; sur deux des courbes présentées, apparaît une augmentation du nombre des femelles au milieu du jour, augmentation due au grand nombre de femelles pares capturées.

CROSSKEY (1958), au cours d'une étude sur la variation du poids des femelles de *S. damnosum* par rapport à leur âge, conclut également que les femelles âgées piquent plus volontiers vers le milieu du jour.

B. Facteurs climatologiques.

RUBTZOVA (1936), mentionne que l'activité de piqûre des Simulies est en relation avec la température, l'hygrométrie et la pression atmosphérique, l'activité des femelles atteignant son maximum dans les heures lourdes, sombres et nuageuses précédant l'orage.

UNDERHILL (1940), travaillant sur plusieurs espèces néarctiques, arrive aux conclusions suivantes :

- la température joue un rôle très important dans la répartition des captures ;
- les femelles de simulies ont de grandes limites de tolérance en ce qui concerne l'humidité atmosphérique ;
- une baisse de pression barométrique s'associe toujours à une augmentation du nombre des captures.

D. M. DAVIES (1952), également à partir d'espèces néarctiques, arrive à des conclusions identiques : la température joue un rôle prépondérant, l'hygrométrie ne joue qu'un rôle secondaire. Cet auteur étudie en outre le facteur luminosité et conclut qu'il n'intervient que dans les limites extrêmes (nuit totale).

L. DAVIES (1957a), à partir d'observations sur *S. ornatum*, espèce paléarctique, constate une différence entre les journées chaudes, durant lesquelles les femelles n'apparaissent que tard dans l'après-midi, et les journées normales durant lesquelles, la température étant moins élevée et l'hygrométrie stable, les femelles sont réparties sur toute la journée.

USOVA et KULIKOVA (1958), dans une très intéressante étude sur les facteurs extérieurs conditionnant l'apparition des femelles de simulies paléarctiques zoophiles, passent en revue ces différents facteurs et arrivent aux conclusions ci-après :

— la température joue un rôle prédominant dans la fréquence d'attaque des femelles ;

— l'hygrométrie n'est pas un facteur limitant, le maximum des piqûres se situant néanmoins entre 50 et 90 % d'humidité relative ;

— dans ces régions, où elle subit de grandes variations nycthémérales à différentes saisons, la luminosité peut constituer un facteur limitant.

DETINOVA et BELTUKOVA (1958) arrivent aux mêmes conclusions que ces auteurs et constatent que l'humidité relative n'influence en rien l'activité de piqûre des Simulies.

En ce qui concerne plus particulièrement *S. damnosum*, BLACKLOCK (1926a), établit la relation entre la fréquence des piqûres et les différents facteurs climatologiques, et dégage les observations suivantes : durant les journées nuageuses, la répartition des femelles est irrégulière tout au long de la journée ; les femelles viennent piquer même en plein soleil, si elles n'ont pas une trop grande distance à parcourir en terrain découvert.

CROSSKEY (1955), dans une étude sur cette même espèce en saison des pluies, durant laquelle la température maxima ne dépasse pas 32° C, n'enregistre pas de diminution notable des captures au milieu du jour. CRISP (1956), présente une courbe de captures très différente de celle de ce dernier auteur. Cette courbe possède deux sommets, le premier le matin, l'autre en fin d'après-midi. Il écrit : « Even during the rains the insect usually bites in the early morning and late afternoon. » Se référant aux courbes de CROSSKEY (1955), il estime que les pluies ont pu affecter la distribution journalière des femelles. En effet, pour CRISP, un accroissement du nombre des femelles capturées en début d'après-midi est très rare dans le nord du Ghana, en zone de savane. Il pense d'autre part que l'humidité influe sur le rythme de piqûre, mais il observe cependant une certaine activité lorsque cette humidité est très basse.

II. OBSERVATIONS PERSONNELLES

A. Age de la femelle : (observations effectuées en zone de savane guinéenne, gîte de Guéna, fig. 3).

La première série des courbes ci-jointes (fig. 9, A), montre la fréquence journalière des captures en saison des pluies : la majorité des femelles pares piquent le matin, le maximum des captures se faisant peu avant midi ; les femelles nullipares sont plus tardives et le maximum des captures n'a lieu qu'après 14 heures.

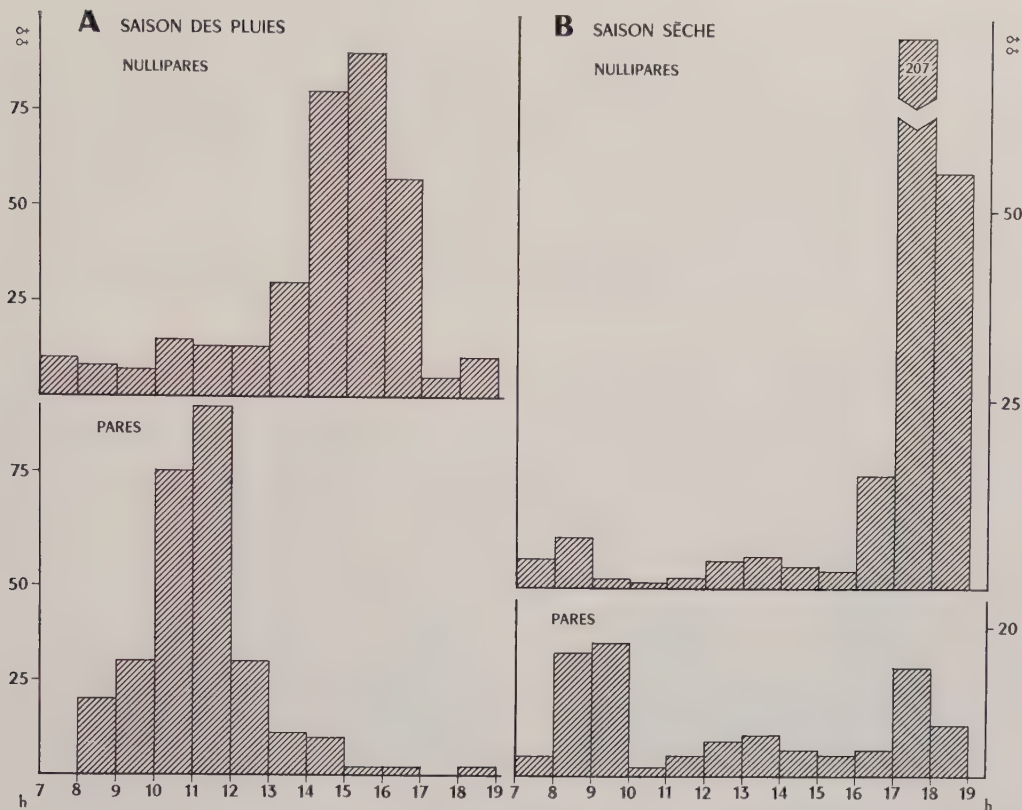


Fig. 9. — Courbes de captures de *S. damnosum* en fonction de la saison et de l'âge physiologique; (pont de Guéna, limite nord de la savane guinéenne). A. saison des pluies. B. saison sèche.

La seconde série de courbes (fig. 9, B) donne la fréquence des captures de femelles en saison sèche. Nous voyons ici que les femelles paires continuent à se manifester plus tôt que les femelles nullipares. Toutefois, la division dans le temps des deux catégories de femelles s'est accentuée puisque le sommet de la courbe des paires se situe plus tôt dans la matinée tandis que le sommet de la courbe des nullipares est nettement déporté dans la soirée et n'apparaît qu'après 17 heures.

Les deux séries de courbes ont été tracées à partir des moyennes géométriques de plusieurs captures, mais leur allure est typique et la grande majorité des courbes journalières obtenues leur correspondent parfaitement.

Cependant, toutes les courbes de captures ne présentent pas cet aspect régulier et il nous est arrivé d'observer :

- des femelles nullipares venant piquer le matin ;
- des femelles paires venant piquer l'après-midi.

Dans ce dernier cas, les femelles paires piquent toujours *avant* les femelles nullipares, du moins en ce qui concerne la majorité d'entre elles ; cette observation rejoint celle de LEWIS (1960b).

Signalons également que les captures effectuées à distances des gîtes préimaginaux (15-20 km) et à proximité de ceux-ci sont absolument superposables en ce qui concerne la répartition dans le temps.

En résumé, les observations rapportées ci-dessus nous montrent qu'en toutes saisons, les femelles pares piquent en majorité *avant* les femelles nullipares.

Ce premier aspect du problème mis en évidence, il nous faut maintenant aborder la deuxième série de facteurs conditionnant la répartition des femelles dans la journée.

B. Facteurs climatologiques.

Nous avons pu effectuer, également sur le gîte de Guéna, les observations suivantes :

1° *Température.*

Les courbes ci-jointes (fig. 10) nous montrent l'influence de la température sur la répartition journalière des captures :

La courbe A, nous montre l'échelonnement journalier des captures jusqu'à un maximum au début de l'après-midi, puis une redescente régulière jusqu'à la tombée de la nuit. Cette courbe à un seul sommet, d'un modèle semblable à celles de CROSSKEY (1955) et de LEWIS et coll. (1961), est très représentative de la saison des pluies, saison durant laquelle la température excède rarement 30°.

La seconde courbe (B), nous montre au contraire deux sommets séparés au milieu de la journée par une diminution sensible des captures.

Cette courbe se retrouve de façon plus ou moins accusée tout au long de la saison durant laquelle la température diurne peut excéder 39° ; d'une manière générale, nous avons pu constater que plus la température diurne est élevée, plus les deux sommets sont écartés l'un de l'autre. Signalons que le mouvement de la courbe vers les extrémités de la journée est surtout sensible pour le sommet vespéral, le cas extrême étant représenté par une courbe semblable à celle de CRISP (1956), pour laquelle ce deuxième sommet apparaît très tardivement (18 heures). Nous voyons donc que la fréquence des captures est en nette relation avec la température.

2° *Hygrométrie.*

L'hygrométrie étant liée à la température, on pourrait penser qu'elle influe directement sur la fréquence des piqûres, surtout durant la saison sèche, pendant laquelle elle peut descendre très bas. En fait :

— quand l'hygrométrie est très basse (inférieure à 10 % d'humidité relative) en même temps que la température reste dans les limites acceptables, les femelles viennent piquer ;

— quand la température est très élevée et l'hygrométrie néanmoins acceptable (minimum 50-70 %), phénomène qui se produit, très rarement il est vrai, en saison des pluies ou aux saisons de transition, on constate une diminution très nette des captures et la courbe est superposable à une courbe de saison sèche.

3° *Luminosité.*

Très peu d'observations ont été effectuées concernant l'influence de la lumière sur les captures. CRISP (1956), signale des captures de femelles de *S. damnosum* après la tombée de la nuit. USOVA et coll. (*loc. cit.*), après une enquête très précise, concluent que la luminosité peut être un facteur limitant. Dans nos régions tropicales où les durées de jour et de nuit sont pratiquement constantes toute l'année, nous avons pu capturer des femelles de *S. damnosum* venant piquer la nuit, et ceci jusqu'à 3/4 d'heure après la

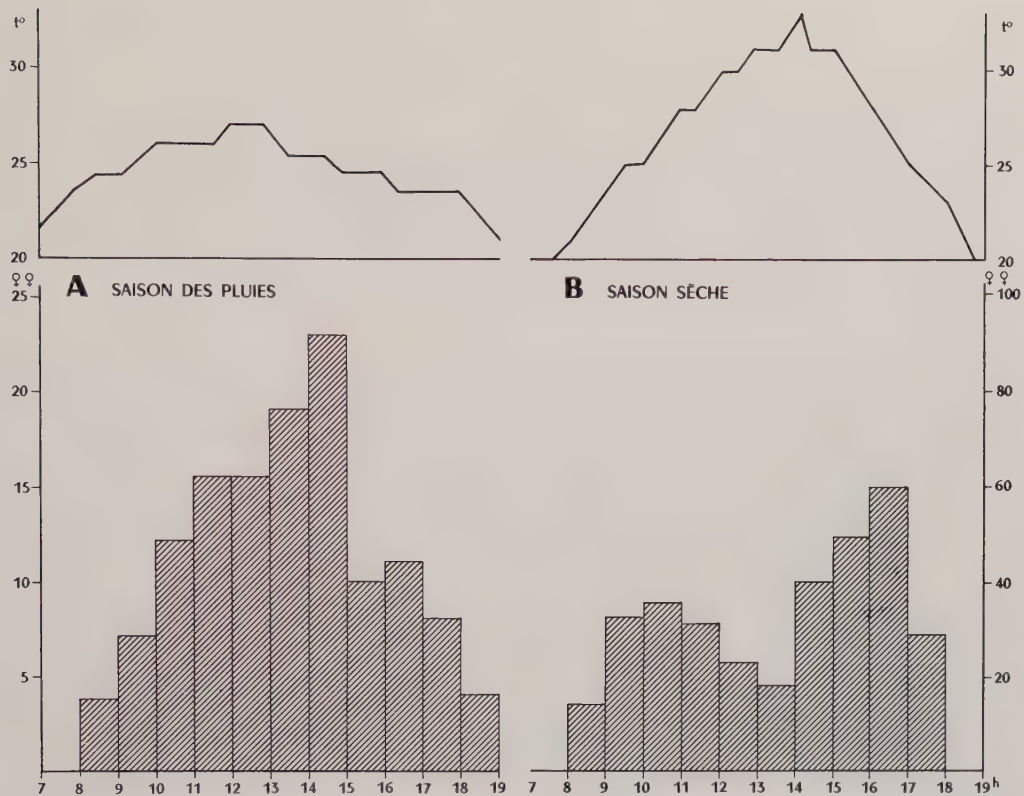


Fig. 10. — Courbes journalières de captures de femelles de *S. damnosum* en fonction de la température (pont de Guéna, limite nord de la savane guinéenne). A. saison des pluies ; B. saison sèche.

tombée de celle-ci. Précisons qu'à chacune de ces occasions la température diurne était très élevée, et le deuxième sommet de la courbe de capture se situait très tard dans l'après-midi ; la température nocturne était alors dans les limites normales permettant les captures.

4° Vent - Pluie.

Il est difficile d'effectuer des mesures précises de ces deux facteurs climatologiques. Cependant, nous avons constaté, à la suite de D. M. DAVIES (1952) et L. DAVIES (1957a), qu'un fort vent supprimait toute capture, de même qu'une pluie abondante.

En ce qui concerne plus particulièrement ce dernier facteur, ses effets se font surtout ressentir, sur *S. damnosum*, en zone de forêt tropicale humide. En effet, nous avons pu constater à de nombreuses reprises qu'une forte pluie, supprimant toute capture à un moment quelconque de la journée, provoque, après coup, une recrudescence de ces captures. Cette remarque est particulièrement importante dans le cas de pluies vespérales qui peuvent reporter l'activité de piqûre des femelles au lendemain.

Ces deux facteurs climatologiques, souvent accidentels, doivent donc être pris en considération, afin de pallier, dans une certaine mesure, les causes d'erreurs qu'ils peuvent entraîner dans l'échantillonnage journalier des populations.

III. DISCUSSION

De cette étude consacrée aux différents facteurs influençant l'apparition des femelles de *S. damnosum*, nous pouvons dégager deux points essentiels :

— Les femelles nullipares n'ont pas la même répartition journalière que les femelles pares ;

— les courbes totales de captures prennent divers aspects aux différentes saisons de l'année.

L'inter-action des deux facteurs essentiels, le facteur extrinsèque (la température) et le facteur intrinsèque (l'âge de la femelle) permet d'expliquer en partie ces deux points.

Les observations effectuées nous ont permis de constater que les femelles nullipares sont plus sensibles aux conditions extérieures que les femelles pares. Si nous ne tenons pas compte de certaines femelles très jeunes pour lesquelles la nécessité d'un repas de sang est vraisemblablement impérieuse et qui viennent piquer dès les premières heures du jour à des températures parfois très basses (moins de 18°), les nullipares sont capturées à l'intérieur d'un gradient de température plus étroit que celui des pares. En effet, nous n'avons que très rarement capturé des femelles nullipares au-dessus de 37°C, alors que les femelles pares se manifestent encore à des températures nettement supérieures (40° et plus). Ceci est particulièrement valable en ce qui concerne les femelles très âgées qui ne semblent pas sensibles aux conditions extérieures et dont le pourcentage dans les captures est très élevé durant les heures les plus chaudes (cf. LEWIS, *loc. cit.*).

Il existe donc une relation entre l'âge de la femelle et les limites supérieures de température tolérées : plus la femelle est âgée, plus elle est susceptible d'accepter des températures élevées.

Signalons à ce sujet qu'une observation du même type a été effectuée par BODENHEIMER (1929), à propos de *Schistocerca gregaria* Forsk. Cet Insecte présente en effet un thermopreferendum différent à chacun de ses stades de développement.

Certaines observations que nous avons pu effectuer durant toute la saison sèche, en zone de savane guinéenne, viennent d'ailleurs confirmer cette conclusion.

Dans cette zone et à cette saison, les femelles nullipares ne commencent à piquer en grand nombre qu'au moment exact de la redescente de température (fig. 11). Ce phénomène n'apparaît cependant qu'entre certaines limites. Au-dessous de 33° et jusqu'à un seuil inférieur qu'il est difficile de définir, les femelles ne sont pas influencées par les conditions extérieures (fig. 10 A) ; au-dessus de 37°, ce phénomène ne se reproduit plus, les femelles attendant cette température pour se manifester. Précisons que cette relation entre l'heure de piqure et la redescente de température ne se retrouve pas chez les femelles pares.

Des captures comparatives effectuées au pont de Samandéni (50 km Nord de Bobo-Dioulasso, cf. fig. 3) nous ont permis de confirmer l'existence de ce seuil supérieur pour les nullipares. En ce point, la différence de température entre la berge du fleuve et le tablier du pont est de 4° C au bénéfice de celui-ci et nous avons pu observer que les femelles nullipares ne venaient piquer sur le pont qu'une heure après leur apparition sur la berge, soit au moment où la température devenait identique à celle enregistrée en ce dernier endroit une heure auparavant (36-37° C).

Il nous est également arrivé, en différents points de notre région de savane et à un moment quelconque de l'après-midi, d'enregistrer une diminution très légère (1°) et très

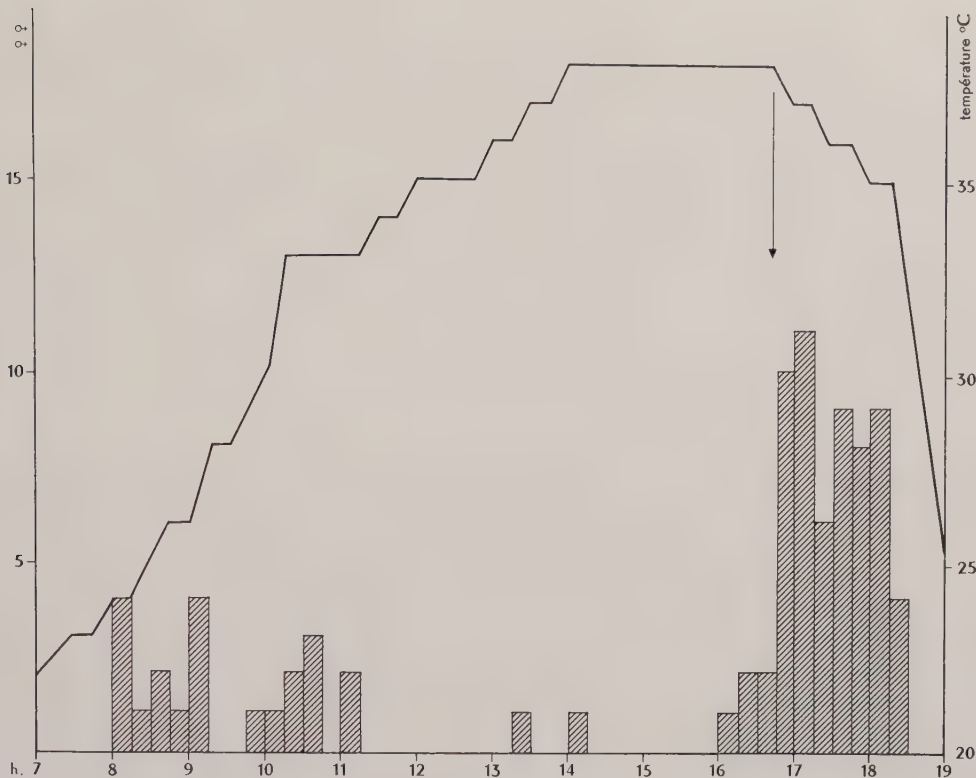


Fig. 11. — Courbe journalière de captures de femelles nullipares de *S. damnosum* montrant la relation entre la redescente de température et l'accroissement immédiat des captures (pont de la Lobi, 1962).

brève de la température. Une telle diminution, accidentelle, nous a souvent permis d'observer une arrivée immédiate de femelles nullipares à un moment de la journée où celles-ci ne se manifestent généralement pas. Ceci pourrait expliquer l'observation effectuée par de nombreux auteurs, notamment MATTINGLY (1962) sur d'autres Diptères hématophages, selon laquelle les femelles nullipares viennent piquer par petits groupes : une modification imperceptible d'un facteur microclimatique suffirait dans certaines conditions à permettre l'activité de piqure.

Du point de vue physiologique, deux hypothèses intéressantes sont à envisager pour expliquer cette différence de réaction aux conditions extérieures en fonction de l'âge.

L. DAVIES (1957b), suggère que le manque de réserves abdominales chez les femelles âgées pourrait expliquer que celles-ci prennent leur repas de sang avec une plus grande rapidité que les femelles jeunes. Cette hypothèse pourrait être transposée au problème de la répartition journalière des femelles de différents âges : le manque de réserves abdominales ne permettrait pas aux femelles pares et surtout très âgées, d'attendre une heure favorable ; par contre, les femelles nullipares, pourvues de réserves abdominales, pourraient se permettre cette attente.

Une très intéressante hypothèse est également suggérée par HARKER (1961). Cet auteur, à partir d'expérimentation *en laboratoire* sur *Periplaneta americana* L., met en évidence, chez cet Insecte ce qu'il nomme une « pendule interne » (internal clock). Ce régulateur dépendrait des sécrétions rythmiques des corps cardiaques, sécrétions

contrôlées par certains facteurs extrinsèques, tels que la lumière, la température. Ceci, transposé à *S. damnosum*, nous amènerait à penser que plus la femelle est âgée, moins son régulateur endocrinien serait sensible aux conditions extérieures. Il s'agit là d'une pure hypothèse qui resterait à démontrer.

L'observation concernant l'apparition des femelles nullipares au moment de la redescende de température nous amène à penser que celle-ci agit comme un facteur limitant et confirmerait les suggestions de LUMSDEN (1952), HADDOW (1954) et COLLESS (1956) sur les moustiques. En effet, d'après ces auteurs, les conditions extrinsèques et notamment climatologiques n'agissent que dans la mesure où elles sont défavorables ; de même, pour *S. damnosum*, on pourrait penser que, au-dessous du seuil supérieur et jusqu'à un seuil inférieur mal défini, puisque masqué par le comportement de certaines femelles « affamées » mentionnées ci-dessus, les femelles ne seraient pas influencées par le facteur température.

Ces observations nous permettent d'expliquer, du moins en partie, la répartition des femelles durant la journée : les femelles pares n'étant pas limitées de manière aussi stricte par les conditions extrinsèques que les femelles nullipares, se manifestent plus tôt.

En ce qui concerne le fait qu'un nombre restreint de femelles nullipares vient piquer dans la matinée alors que la courbe de température (branche ascendante) traverse les limites admises par celles-ci, il est possible d'envisager que le *rythme interne* de ces femelles ne permet pas la motivation de piqûre à ce moment de la journée. La variation simultanée des deux facteurs (facteur extrinsèque : température ; facteur intrinsèque : rythme interne) ne nous permet cependant pas de conclure de manière absolue.

Signalons à ce sujet que l'hypothèse établissant une relation entre la localisation des femelles nullipares dans le temps et les heures d'éclosion de ces femelles est difficilement acceptable. En effet, comme nous l'avons mentionné précédemment, les courbes de capture enregistrées à proximité des gîtes et à distance de ceux-ci sont absolument superposables ; de même, la corrélation entre l'apparition soudaine des nullipares et la redescende de température se retrouve dans toute l'aire de dispersion des femelles.

Nous verrons que les femelles de *S. damnosum* se déplacent très rapidement (chap. III : dispersion, p. 86) ; un certain temps leur est cependant nécessaire pour parcourir d'aussi longues distances.

Ce synchronisme, parfait dans toute l'aire de répartition, indique donc que l'apparition des femelles par groupes d'âge est uniquement liée aux conditions climatiques, sans qu'on puisse par ailleurs donner une explication précise du fait que si peu de femelles nullipares viennent piquer le matin.

En ce qui concerne les différences constatées entre les courbes de capture globales de saison des pluies et de saison sèche, celles-ci ne sont dues qu'aux variations des conditions climatiques journalières au cours de ces différentes saisons.

— Durant la saison des pluies (fig. 9, A), malgré la différence constante dans l'horaire de piqûre, les courbes de captures des femelles pares et nullipares ne sont pas assez séparées dans le temps pour faire apparaître une diminution entre elles ; le maximum se trouve donc situé entre les sommets des deux courbes de population. Ceci est d'ailleurs particulièrement net en zone forestière, dans laquelle le seuil supérieur de température est très rarement atteint.

— Durant la saison sèche (fig. 9, B), les conditions de température du milieu du jour ne sont plus favorables ; les femelles pares piquent toujours dans la matinée, plus tôt toutefois qu'en saison des pluies et les femelles nullipares se manifestent plus tard dans l'après-midi. Les deux courbes de captures ne se recouvrent plus et font apparaître

entre elles une diminution d'autant plus importante que la température diurne est plus élevée et que les deux sommets sont plus nettement séparés.

Nos observations semblent en contradiction avec celles de CRISP (1956) et LEWIS (1958a) qui, même en saison des pluies, obtiennent une diminution sensible des captures au milieu du jour. Peut-être les températures méridiennes des zones d'observation de ces auteurs sont-elles élevées en toutes saisons ?

Les courbes de saisons des pluies ne présentent que rarement l'aspect régulier de la courbe A (fig. 10) et leur sommet se trouve souvent déporté vers l'une des extrémités de la journée ; ceci est dû à la proportion des femelles nullipares et pares dans les captures. Sans parler des facteurs climatologiques tels que le vent et la pluie qui, agissant à certaines heures de la journée peuvent amener des modifications importantes dans les pourcentages de pares et de nullipares, la proportion des femelles de différents âges est directement liée soit à l'état du gîte larvaire, soit à certains facteurs écologiques (chap. III : longévité, p. 122).

Une proportion importante de femelles pares dans la population pourra se traduire par une courbe globale dont le sommet se situera au milieu du jour. Une forte proportion de femelles nullipares déportera au contraire le maximum des captures vers l'après-midi, donnant alors une courbe semblable à celle de LEWIS et coll. (1961).

Le fait que, loin des gîtes préimaginaux, les femelles nullipares ne se manifestent qu'à la redescende de température nous amène à conclure qu'elles ne piquent pas au fur et à mesure de leur arrivée et qu'elles se mettent en attente dans un endroit quelconque, à proximité de leur terrain de chasse. Les femelles de *S. damnosum* auraient donc un lieu de repos loin des gîtes.

D'autre part, cette réaction quasi immédiate aux variations climatologiques amène à penser que les femelles ne se mettraient pas en position d'attente dans un endroit très isolé (trou d'arbre, terrier, par exemple) où les variations climatiques extérieures ne leur seraient plus perceptibles.

Nous verrons dans le prochain paragraphe qu'il est effectivement possible de capturer au filet des femelles à jeun dans la végétation basse ou arbustive.

IV. RÉSUMÉ

Nous avons donc pu, en ce qui concerne le cycle journalier de piqure, effectuer les observations suivantes :

— les femelles nullipares piquent en grande majorité plus tard dans la journée que les femelles pares ;

— la température constitue un facteur limitant ; l'hygrométrie n'influe pas sur la répartition des femelles au cours de la période diurne ;

— le seuil de tolérance supérieur, en ce qui concerne la température, varie avec l'âge de la femelle. Plus celle-ci est âgée, plus elle est susceptible d'accepter des températures élevées. Ce phénomène explique en partie les différences constatées entre les horaires de piqures des femelles nullipares et des femelles pares ;

— dans certaines conditions, les femelles nullipares commencent à se manifester au moment précis de la redescende de température. Ce phénomène a pu être observé, en zone de savane, dans toute l'aire de dispersion des femelles autour de leurs gîtes préimaginaux ;

— les différences constatées entre les courbes de captures en saison des pluies et en saison sèche sont dues aux variations journalières de température pendant ces différentes saisons ;

— les femelles de *S. damnosum* adoptent un lieu de repos loin des gîtes pré-imaginaux ; ce lieu de repos, en contact direct avec le milieu extérieur, doit être affecté par les variations des facteurs climatiques ; il n'est donc pas nécessaire de songer à des biotopes très secrets tels que trous d'arbres, terriers, anfractuosités, etc.

LIEUX DE REPOS

La vie des imagos et, plus particulièrement, des femelles de *S. damnosum* se compose des phases actives précédemment exposées (chap. III : rythme de piqure, p. 57), mais également de périodes de repos nécessaires à la digestion de la nourriture ingérée, à l'attente du repas sanguin suivant, etc.

I. RAPPEL BIBLIOGRAPHIQUE

Régions paléarctiques et néarctiques.

Bien que de nombreux et importants travaux sur l'écologie des imagos de Simuliidae aient été publiés par les auteurs soviétiques ou anglo-saxons (Canada et Grande-Bretagne), les lieux de repos de ces Diptères ne semblent pas avoir fait l'objet d'études particulières.

Seuls, FREDEEN et coll. (1951) mentionnent que les femelles de *S. arcticum* sont localisées, au milieu de la journée, sur la face inférieure des feuilles des espèces végétales bordant les gîtes.

Régions néotropicale et éthiopienne.

BEQUAERT (*in* STRONG et coll., 1934, p. 199) envisage certains points de la biologie des adultes et particulièrement des mâles d'espèces vectrices ; il écrit : « In nature the males do not necessarily remain close to where they hatch, although they are usually found on low bushes and herbaceous plants near the edge of streams. »

Les trois espèces vectrices de l'onchocercose humaine en Amérique centrale, *S. ochraceum*, *S. metallicum* et *S. callidum*, ont fait l'objet d'intéressantes observations de DALMAT (1955, p. 334). Ayant constaté que les femelles placées en cage sont visibles durant la journée mais disparaissent pendant la nuit, cet auteur réussit à découvrir les lieux de repos nocturnes de ces femelles : celles-ci se réfugient très près du sol, dans l'entrelacement que forment les racines superficielles de la végétation bordant les gîtes. Durant la journée l'auteur trouve des femelles au repos dans les feuilles des arbres, et ceci jusqu'à un certain niveau au-dessus du sol ; il ajoute : « This should be excepted since flies would probably chose such sites for stops during the long flights of which they are capable » (cf. dispersion, p. 81).

On peut donc déduire de ces observations que les lieux de repos nocturnes sont situés très près du sol, tandis que les lieux de repos diurnes sont échelonnés entre le sol et la végétation haute.

Des espèces éthiopiennes, seules *S. damnosum* et *S. adersi* ont fait l'objet d'observations précises.

BLACKLOCK (1926a) constate, au Sierra Leone, que les femelles de *S. damnosum* restent à l'abri des hautes herbes et ne s'en écartent que de un ou deux mètres, pour prendre leur repas de sang.

WANSON, COURTOIS et LEBIED (1949), effectuent les observations suivantes :

- les imagos des deux sexes se concentrent sur la végétation bordant les rapides du Congo, à l'aube, après l'éclosion imaginale ;

- l'espèce végétale *Baphia bossenge* attire les mâles de *S. damnosum*, qui butinent en grand nombre les fleurs de cette légumineuse arborescente, ce qui n'est pas sans rappeler l'attraction qu'exercent certaines essences végétales (Saule, Lierre) sur les espèces paléarctiques (cf. GRENIER, 1953, p. 38) ;

- les auteurs écrivent en outre : « en saison chaude, la femelle s'immobilise pour mûrir ses œufs, à faible hauteur de l'eau, dans le feuillage de la végétation arborescente surplombant les eaux des rapides » ;

- les refuges extérieurs de prédilection sont représentés par la végétation des arbres appartenant à deux espèces végétales : *Uapaca guineensis* (Euphorbiacée) et *Baphia bossenge* déjà citée.

WANSON (1950), reprend ces différentes observations et ajoute que les femelles sont au repos dans le feuillage touffu, à moins d'un mètre de l'eau ; elles sont alors peu actives. L'auteur mentionne également qu'en saison chaude, ces femelles sont situées dans les amas de terreau et les feuilles mortes. Afin de préciser ces observations l'auteur utilise un appareillage destiné à capturer les femelles dans ces lieux de repos ; il met en évidence les faits suivants : sur 172 femelles capturées à l'aube par ce procédé, 20 % d'entre elles sont gorgées de sang ; par contre, à 9 heures, les résultats sont différents et seulement 20 % des femelles sont encore à jeun.

CROSSKEY (1955), remarque que les femelles qui disparaissent durant une tornade, réapparaissent immédiatement après celle-ci et pense qu'il serait d'un grand intérêt de connaître le lieu de retraite de ces femelles durant les fortes pluies.

CRISP (1956), au Ghana, ne peut récolter aucune femelle au repos sur les murs, le sol ou dans les recoins ombragés, et ceci même lorsque la densité de piqure atteint 100 femelles/heure. L'auteur tente de renouveler les expériences de WANSON citées ci-dessus afin de récolter les femelles dans le terreau et les feuilles mortes mais aucune ne peut être récoltée. Des tentatives par fumigation (fumée de tabac) dans les anfractuosités des berges sont plus heureuses, puisqu'elles permettent à l'auteur de capturer trois femelles de *S. damnosum* dans un trou fortement ombragé, bénéficiant d'une humidité relative plus élevée et d'une température plus basse que celles du milieu extérieur. Enfin, une comparaison avec les résultats de DALMAT (*loc. cit.*) permet à CRISP de conclure : « One would expect this type of situation with low temperature and high humidities to be a very likely resting place for *S. damnosum*. »

OVAZZA (*in* BLANC et coll. 1958), découvre un essaim imaginal de *S. damnosum* non agressif, sous un pont, à 15 km du gîte le plus proche.

J. B. DAVIES (1962), au cours de ses observations sur le rythme de ponte des femelles, remarque que les mâles et les femelles gravides peuvent être observés au repos

sur les feuilles des grandes herbes (principalement *Chloris* sp.) bordant le lit de la rivière jusqu'à une hauteur de 1,80 m (6 pieds) ; l'auteur renouvelle cette observation pour *Simulium medusaeforme elgonense* Gibbins.

LAMONTELLERIE (1963) obtient au piège lumineux de nombreuses captures d'imagos de *S. adersi* ; des adultes de deux sexes ont pu être récoltés. En ce qui concerne les femelles, elles ont été capturées à tous les stades physiologiques : femelles nullipares, pares ; gorgées, non gorgées ; gravides, non gravides.

Que peut-on déduire de ces différentes observations ?

1° Observation directe des adultes dans les lieux de repos diurnes.

La majorité des auteurs cités ont pu observer la présence d'imagos des deux sexes dans la végétation : — végétation haute : FREDEEN et coll. (1951), DALMAT (1955), WANSON et coll. (1949) ; — végétation basse (strate herbacée) : BLACKLOCK (1926a), WANSON (1950), J. B. DAVIES (1962).

Les femelles de *S. damnosum* ont également pu être récoltées dans les anfractuosités (CRISP, 1956) ou à l'abri d'un pont (OVAZZA, *loc. cit.*).

2° Attraction au piège lumineux : lieux de repos nocturnes.

Malgré le caractère artificiel que présente cette technique de capture, nous avons pu voir que DALMAT (1955) a pu, par ce procédé, déterminer avec une grande précision les lieux de repos nocturnes des femelles des trois espèces vectrices du Guatemala. Quant aux observations de LAMONTELLERIE (1963) si elles n'ont pas permis de préciser les lieux de repos, elles permettent cependant de conclure que les femelles de *S. adersi* occupent, dans l'espace, une position telle qu'elles sont attirées par les rayons lumineux émis par le piège.

Les deux types d'expérimentation ci-dessus (captures dans la végétation et attraction au piège lumineux) permettent en outre de préciser que les lieux de repos nocturnes et diurnes peuvent être différents ; les observations de DALMAT (1955) résument parfaitement cette constatation.

Lieux de repos en fonction de l'état physiologique.

Seules les observations de WANSON (1950) et de LAMONTELLERIE (1963) envisagent cet aspect du problème. Le premier auteur constate que le pourcentage de femelles gorgées varie aux différentes heures de la journée. Les travaux du deuxième auteur, apportent plus de précision et permettent de conclure que les femelles de *S. adersi* sont susceptibles d'être capturées au piège lumineux à chacun de leurs stades physiologiques.

Lieux de repos du mâle.

WANSON et coll. (1949) ont pu observer des mâles au repos dans la végétation arborescente (*Upaca guineensis*, *Baphia bossenge*).

J. B. DAVIES (1962) observe des mâles dans la végétation basse bordant le gîte préimaginal. Quant à LAMONTELLERIE (*loc. cit.*), il capture, de nuit, un nombre pratiquement égal de mâles et de femelles.

II. OBSERVATIONS PERSONNELLES

A. Techniques.

1° *Captures au filet dans la végétation.*

Les captures ont été effectuées à l'aide de filets entomologiques (filets-fauchoirs) à mailles très fines. Elles ont été entreprises dans différents types de végétation :

— végétation herbacée bordant les gîtes (*Chloris* sp.), l'utilisation du filet étant ou non accompagnée d'un « battage » préalable de la végétation ;

— végétation arbustive ou branches basses des arbres : la technique du battage préalable étant alors la règle.

La technique suivante a également été utilisée : des captures au filet étaient effectuées par plusieurs personnes (2 ou 3) dans la végétation basse, autour d'une autre personne servant d'appât mais ne capturant pas les similies venant se gorger sur elle.

Les captures ont été effectuées, dans la mesure du possible, durant toute la journée, de 7 à 18 h 30.

2° *Recherches dans les anfractuosités.*

De nombreuses recherches d'imagos ont été entreprises dans les anfractuosités : terriers, buses de drainage, etc. environnant les gîtes. Ces recherches étaient effectuées exclusivement de jour, soit à la lumière solaire, soit à l'aide d'une source lumineuse artificielle (pile électrique)¹.

3° *Pièges.*a) *Pièges gluants :*

Nous avons utilisé une méthode inspirée de celle de BROADBENT et coll. (1948) déjà utilisée par L. DAVIES (1957) pour capturer des imagos de similies paléarctiques. Nos pièges étaient constitués d'un piquet de bois sur lequel était fixé un cylindre en carton ou en matière plastique enduit de vaseline ; ils étaient placés, soit sur la berge des cours d'eau, soit au milieu de ceux-ci, à proximité immédiate des gîtes préimaginaux.

b) *Piège lumineux :*

La description de ce piège sommaire, inspiré de celui de LAMONTELLERIE (1963) a été présentée ci-dessus (chap. I : techniques, p. 3). Il a été utilisé, durant les premières heures de la nuit (19 h à 1 h), en différents points de nos zones d'études :

— à proximité des gîtes pour chacune des zones bioclimatiques :

— Forêt (zone de Tiassalé, cf. fig. 2),

— Savane guinéenne (Lanviéra, 100 km O. de Bobo-Dioulasso, fig. 3),

— Savane soudanienne (Samandéni, 40 km N. de Bobo-Dioulasso, fig. 3) ;

(1) En ce qui concerne la recherche des adultes au repos dans les anfractuosités, signalons l'anecdote suivante : en 1962, nous avons entrepris, dans la région de Loumana (150 km S.-O. de Bobo-Dioulasso) la recherche systématique de ces adultes dans une buse assez haute pour permettre le passage d'un homme. Alors que nous regagnions l'extérieur de cette buse après qu'une fois encore nos recherches aient été vaines, nous avons pu voir sortir, après nous, deux najas (*Naja nigricollis* Rehnardt) de belle taille. A l'issue de cet incident, nous n'avons plus demandé au personnel, tant européen qu'africain, d'effectuer des recherches de ce genre. Personnellement, nous avouons que cette aventure nous a rendu par la suite extrêmement prudent, ce qui explique peut-être nos résultats.

— en différents lieux éloignés du gîte :

— Forêt : en un point situé à 20 km en ligne directe du gîte préimaginal le plus proche (Tiassalé, 20 km, route de Divo),

— Savane soudanienne : à 6 km du gîte du Nabéré (100 km S.-E. de Bobo-Dioulasso), durant la saison des pluies.

B. Résultats.

Pour chacune des techniques nous ayant procuré un résultat positif, nous présentons successivement les observations globales ainsi que l'état physiologique des femelles capturées.

1° Captures au filet dans la végétation : lieux de repos diurnes.

a) Résultats globaux.

A l'exception du très faible nombre de femelles capturées par cette méthode à proximité du gîte de Lanviéra, aucun résultat valable n'a pu être obtenu en zone de savane. En région forestière, par contre, nos résultats ont été plus fructueux puisque plusieurs centaines d'imagos ont pu être récoltés à l'aide de cette technique. Les résultats de ces captures peuvent être résumés comme suit :

— la proportion des individus des deux sexes est de 9 femelles pour 1 mâle ;

— les adultes ont été capturés :

— dans la végétation herbacée de grande taille bordant les gîtes préimaginaux, ce type de végétation constituant apparemment le lieu de repos de prédilection des imagos. En effet, si l'on détruit par fauchage les herbes hautes, le nombre d'individus capturés devient, par la suite, insignifiant. Aucune observation directe d'adultes au repos n'a cependant pu être effectuée, ceci malgré de nombreuses recherches ;

— dans la végétation arbustive buissonnante et les branches basses des arbres. Signalons ici que cette végétation étant en période de floraison à l'époque de nos recherches il nous est difficile de séparer nettement, dans ces captures, les adultes étant effectivement en repos des adultes recherchant un repas de nectar ; en effet, une grande partie des imagos capturés dans ces conditions sont gorgés de jus sucré.

Nous avons cependant pu observer directement quelques femelles et mâles au repos, sur la face inférieure ou supérieure des feuilles, le plus grand nombre d'observations de cette sorte ayant été effectuées par temps couvert (nébulosité importante, brume).

b) État physiologique des femelles.

Les femelles capturées selon cette méthode appartiennent aux catégories physiologiques suivantes :

— femelles nullipares :

— avant le repas sanguin *exclusivement*,

— avant ou après le repas de jus sucré,

— les oocytes de ces femelles sont au stade N ou I (chap. II : cycle gonotrophique, p. 45), jamais à un stade plus avancé.

En ce qui concerne la fécondation, nos conditions de travail ne nous ont malheureusement pas permis d'examiner les spermathèques avec un soin tel que nous aurions pu déterminer le pourcentage exact des femelles fécondées.

— femelles paires :

- avant le repas sanguin *exclusivement*,
- avant ou après le repas de jus sucré,
- les oocytes de ces femelles sont également au stade I.

La technique consistant à capturer autour d'un appât sur lequel les femelles ont la possibilité de se gorger de sang, nous a procuré strictement les mêmes catégories de femelles.

Pourcentage de femelles nullipares et paires dans les captures : en ce qui concerne le pourcentage de femelles nullipares capturées par cette méthode, il est de 97 %, à une saison où les captures sur appât humain révèlent 94 % de femelles de cette catégorie ; cette différence, difficile à analyser statistiquement, peut être considérée comme peu importante.

c) Rythme journalier de captures.

Nous n'avons pu observer de différence dans le nombre d'individus récoltés aux différentes heures de la journée (7 h-18 h 30). Rappelons cependant que ces observations ont été effectuées en zone forestière dans laquelle, les variations climatologiques étant de faible amplitude, les différents rythmes d'activité (cf. rythme de piquêre) sont très peu accusés.

d) Lieux de repos en fonction de la dispersion.

Nous avons mentionné ci-dessus (p. 66) que le rythme journalier de piquêre enregistré à différentes distances du gîte préimaginal est identique à celui que l'on peut observer à proximité de celui-ci. Étant donné que les femelles, dans toute leur aire de dispersion, réagissent instantanément à de très légères variations de température, il est vraisemblable qu'elles sont, loin de leur gîte d'éclosion, en position de repos ou d'attente en des lieux assez peu protégés du microclimat environnant le point de capture pour que ces légères variations s'y fassent immédiatement ressentir. Cette hypothèse a pu recevoir confirmation en zone forestière. En effet, dans cette zone, nous avons eu la possibilité de capturer des femelles à jeun dans la végétation herbacée, en différents points éloignés du gîte originel (de 1 à 20 km).

Par contre, aucun mâle n'a pu être capturé par cette méthode au-delà d'une certaine distance des gîtes préimaginaux (approximativement 1 km, perpendiculairement au cours d'eau ; chap. III : dispersion, p. 91).

2° *Recherches dans les anfractuosités.*

Cette méthode de recherches ne nous a fourni aucun résultat positif.

3° *Pièges.*

a) Pièges gluants.

L'utilisation de ce type de pièges s'est également traduite par un échec ; des supports de différentes couleurs (blanc et noir) et l'addition, sur la pellicule visqueuse, de gouttelettes de solution sucrée, n'ont pas donné de meilleurs résultats.

b) Piège lumineux.

— Résultats globaux : contrairement aux résultats obtenus par LAMONTELLERIE (1963), les recherches effectuées selon cette technique en zone de savane (approximativement 20 séances de capture) sont toutes restées infructueuses. Par contre, un certain nombre d'imagos (une centaine), comprenant approximativement 20 % de mâles, ont pu être capturés en zone forestière (15 séances de capture). Le nombre d'individus récoltés ainsi est cependant sans commune mesure avec les résultats obtenus, à la même époque, par capture sur appât humain.

En effet, le maximum d'imagos récoltés au piège lumineux ne dépasse jamais 5 % des captures effectuées par l'intermédiaire de cette dernière technique. Il convient de signaler également le caractère « capricieux » des résultats obtenus qui varient considérablement d'une nuit à l'autre alors qu'apparemment les conditions climatologiques sont constantes et que les captures sur appât humain ne révèlent aucune variation importante.

— État physiologique des femelles capturées :

— femelles nullipares : — femelles à jeun. La plupart des individus de ce sexe capturés au piège lumineux sont très jeunes et possèdent encore des trachéoles en « peloton » sur les ovaires ainsi que sur la paroi de l'intestin moyen postérieur. Il est vraisemblable que ces femelles, ayant éclos le jour même, en fin d'après-midi (cf. rythme d'éclosion, MARR 1962) sont capturées dans les premières heures (2 à 6 h) qui suivent cette éclosion imaginale ;

— femelles gravides : les captures font apparaître une proportion importante (70 %) de femelles dont les ovaires sont au stade V de Christophers (chap. II : cycle gonotrophique, p. 44). Ces femelles possèdent, pour la plupart, des traces de sang résiduel dans l'intestin moyen ou postérieur ;

— femelles pares : aucune femelle à jeun n'a pu être capturée, ceci pouvant d'ailleurs s'expliquer par le petit nombre d'exemplaires récoltés et la faible proportion de femelles pares dans la population forestière (cf. chap. III : longévité, p. 120). Il est de ce fait vraisemblable que toutes les femelles gravides capturées, que nous avons classées dans la catégorie des femelles nullipares (cf. ci-dessus), le sont effectivement.

— Rythme de capture : les captures n'ayant pu, faute de personnel, être poursuivies toute la nuit, aucun rythme n'a pu être mis en évidence.

— Lieux de repos en fonction de la dispersion : les captures effectuées à différentes distances du gîte préimaginal se sont toutes soldées par un échec, ce qui n'a rien de surprenant étant donné les médiocres résultats enregistrés à proximité du gîte.

— Lieux de repos nocturne des mâles : nous avons vu que la proportion de mâles dans les captures au piège lumineux est très faible (20 % de la totalité des individus capturés). La détermination de l'état physiologique nous a cependant permis de constater que le nombre de mâles récoltés est égal à celui des femelles nullipares à jeun.

III. DISCUSSION

A. Résultats globaux.

1° *Lieux de repos dans la végétation.*

Nos résultats concordent parfaitement avec les observations effectuées par les auteurs : les imagos des deux sexes (90 % de femelles, 10 % de mâles) peuvent être récoltés dans les différents types de végétation : strate herbacée, végétation arbustive et branches basses de la végétation arborescente. En ce qui concerne les branches plus élevées des arbres bordant les gîtes, nous n'avons pas effectué de recherches précises, étant donné les difficultés d'approche et, surtout, la perturbation provoquée par l'ascension qui entraîne un envol massif de la plupart des Insectes (cf. CHAUVIN, 1948, p. 629).

2° *Anfractuosités.*

Nous n'avons pu renouveler l'observation de CRISP (1956), qui a récolté 3 femelles de *S. damnosum* dans une anfruosité située à proximité d'un gîte préimaginal de cette espèce.

3° *Piège lumineux.*

Contrairement à DALMAT (1955) nous n'avons pu déterminer de manière absolue le lieu de repos nocturne des imagos. La seule conclusion que nous pouvons dégager de nos observations est que les simules capturées sont attirées par le piège, donc perçoivent le rayonnement lumineux émis par celui-ci, ce qui rejoint les observations de LAMONTELLERIE (1963).

B. Lieux de repos des femelles.

1° *En relation avec l'état physiologique.*

Nous avons pu capturer, dans la végétation, des femelles à jeun avant chaque cycle gonotrophique. Il s'agit ici d'un lieu de repos, certes, puisque nous avons pu effectuer des observations directes de femelles immobiles sur les feuilles, mais également d'une localisation des individus en rapport avec la recherche de jus sucré. Ces femelles appartiennent aux catégories physiologiques suivantes :

- avant ou après la fécondation,
- avant ou après le repas de jus sucré,
- *avant* le repas sanguin.

Les femelles à jeun ont également pu être capturées, en très petite quantité il est vrai, au piège lumineux.

Nous avons également eu la possibilité, par cette dernière technique, de capturer des femelles gravides, mais jamais directement dans la végétation. On peut en déduire que cette catégorie de femelles ne possède pas les mêmes lieux de repos ou d'attente diurne que les femelles à jeun. De même, le fait que l'on ne trouve pas de femelles gravides dans la végétation en période de floraison semble prouver que les femelles de *S. damnosum* ne prennent pas de repas de jus sucré à ce stade physiologique.

Ceci nous permet de préciser que le repas de jus sucré est toujours pris *avant* le repas sanguin, et que la femelle n'effectue vraisemblablement qu'un repas de ce type par cycle gonotrophique, à moins d'admettre qu'elle prenne successivement plusieurs repas de nectar.

Nos résultats montrent que nous avons pu observer les femelles dans certains de leurs lieux de repos, ou, faute d'observations directes, établir artificiellement le contact avec ces femelles. Celles-ci présentent deux stades physiologiques différents (femelles à jeun et femelles gravides) ; seules les femelles gorgées de sang et élaborant leur ponte sont absentes de nos captures.

En effet, ces femelles échappent à nos différents procédés de recherche : recherche directe dans la végétation ou attraction au piège lumineux. De plus, l'expérimentation consistant à capturer au filet dans la végétation autour d'un appât humain, n'a pu nous procurer, nous l'avons mentionné ci-dessus, que des femelles à jeun.

Nous avons pu constater, à partir de femelles gorgées de sang, conservées en captivité, que le phototropisme propre aux imagos de cette espèce, ne varie pas en fonction de l'état physiologique. Le fait que les femelles de cette catégorie ne soient pas attirées par le piège lumineux signifie donc que celles-ci se retirent en des lieux *très abrités* des conditions extérieures, tels qu'ils isolent les femelles du rayonnement lumineux auquel elles seraient susceptibles de répondre.

On peut constater que ces résultats ne concordent pas avec ceux de WANSON (1950) qui a pu capturer des femelles *gorgées* dans les pièges placés dans l'humus ou le terreau forestier (cf. ci-dessus, p. 69). Mais s'agissait-il réellement de *S. damnosum*¹ ?

LAMONTELLERIE (1963) a également pu récolter des femelles gorgées de sang au piège lumineux. Cette observation n'a cependant pas été effectuée sur *S. damnosum* mais sur *S. adersi*. Il est possible que la différence existant entre les résultats de cet auteur et les nôtres puisse être attribuée aux procédés de recherches : mauvais emplacement du piège, intensité lumineuse différente, conditions climatologiques défavorables dans notre cas, etc.

Cette absence, dans nos captures, de femelles déjà gorgées (début de la deuxième phase de BEKLEMISHEV ; chap. II : cycle gonotrophique, p. 44), est préjudiciable à plus d'un titre :

— d'une part, cette absence nous laisse dans l'ignorance des lieux de repos des femelles de *S. damnosum* durant la majeure partie de leur vie ;

— d'autre part, elle ne nous permet pas de préciser, par analyse du sang ingéré, les préférences trophiques réelles des femelles de cette espèce.

2° En relation avec l'âge.

Nous avons pu constater que les proportions de femelles nullipares et pares dans les captures sur appât humain et dans la végétation ne présentent pas de différence sensible. On peut donc estimer que le choix d'un lieu de repos n'est pas fonction de l'âge des femelles mais uniquement de leur état physiologique.

(1) WANSON (1950, p. 697) donne la preuve que ses observations ont été effectuées sur deux espèces différentes, à moins d'admettre que la morphologie des branchies nymphales, remarquablement constante dans toute l'aire de répartition de *S. damnosum*, subirait des variations importantes seulement dans les gîtes environnant Léopoldville. Il est plus logique de penser que WANSON a confondu à l'état nymphal deux espèces ayant des branchies du même type.

3° *En relation avec la dispersion.*

Le résultat positif de nos recherches dans la végétation, loin du gîte, ainsi que les déductions effectuées à partir des résultats des captures sur appât humain à distance des gîtes préimaginaux, confirment l'observation d'OVAZZA (*in* BLANC et coll., 1958 : présence de *S. damnosum* à 15 km des gîtes les plus proches) citée ci-dessus et nous permettent de conclure à l'existence de lieux de repos ou d'attente à des distances parfois considérables des lieux d'éclosion.

C. Lieux de repos du mâle.

Les individus de ce sexe ont pu être récoltés sur la végétation herbacée ou arborescente bordant les gîtes préimaginaux, ce qui confirme les observations des différents auteurs. En ce qui concerne la relation avec la dispersion, nous n'avons pu récolter de mâles, dans les captures au filet, au-dessus d'une certaine distance par rapport au gîte (1 km).

En outre, il faut remarquer que la disproportion constatée dans les captures sur la végétation entre les mâles et les femelles ne se retrouve pas dans les résultats obtenus au piège lumineux : ici le nombre de mâles est égal à celui des femelles *nullipares* à jeun, ce qui tendrait à prouver que les mâles vivent moins longtemps que les femelles (chap. III : longévité, p. 129).

IV. CONCLUSION

En dehors du fait que nous n'avons pas, contrairement à certains auteurs, obtenu de captures de femelles à tous les stades physiologiques, nous mettrons l'accent sur les difficultés que présente la recherche des imagos de *S. damnosum* dans leurs différents lieux de repos ou d'attente.

Étant donné la diversité de ces lieux de repos, ainsi que leurs variations en fonction de l'état physiologique des femelles, les résultats obtenus paraissent d'une utilisation difficile en ce qui concerne l'échantillonnage des populations de *S. damnosum*, du moins dans l'état actuel de nos connaissances.

DISPERSION DE L'IMAGO

I. GÉNÉRALITÉS SUR LE DÉPLACEMENT

« dans une population animale, toute variation qui ne peut être expliquée par la natalité ou la mortalité résulte obligatoirement d'un déplacement » (SCHNEIDER, 1962).

Cette phrase indique parfaitement l'importance que revêt le déplacement dans les populations animales et tout particulièrement chez les Insectes ailés.

A. Méthodes d'étude du déplacement.

Bien qu'à certaines occasions on ait pu observer directement le déplacement d'Insectes de grande taille, l'étude directe d'espèces de taille réduite, parfois minuscule, s'est toujours révélée impossible. En outre, certains facteurs tels que la rapidité de vol, le déplacement nocturne propre à certaines espèces et l'obligation de suivre l'Insecte sur de longues distances ont rapidement rendu nécessaire l'emploi des méthodes de marquage : leur principe général est de particulariser artificiellement un certain nombre d'individus, de les lâcher en un point déterminé et, par recapture, d'obtenir des données précises sur la répartition de ces individus dans l'espace. Ces techniques ayant été exposées en détail par certains auteurs, notamment BATES (1949) et SCHNEIDER (1962) il est donc inutile d'y revenir ici. Notons cependant qu'elles se divisent en deux groupes :

— le marquage par colorant qui fut utilisé pour la première fois par ZETEK (1913), sur une population de Culicidae ; une technique plus moderne consiste à utiliser les peintures réfléchissantes ;

— l'emploi de radio-isotopes, particulièrement le radiophosphore (^{32}P)¹.

Le « marquage » naturel, par comparaison de populations morphométriquement différentes peut être, le cas échéant, également utilisé avec profit : les comparaisons biométriques ont parfois donné d'excellents résultats (RAINEY, 1960, *in* SCHNEIDER, 1962), mais sont, de par la rareté des cas favorables, d'une utilisation très limitée. De même, les observations mentionnées dans le chapitre précédent, concernant l'infestation des Simulies de certains cours d'eau par un Nématode parasite (Mermithidae) que l'on retrouve chez les imagos, nous permettent également de déterminer avec précision le lieu d'origine des populations étudiées ; nous bénéficions cependant ici d'un concours de circonstances particulièrement favorables qui se présente rarement dans la nature.

La difficulté majeure que présentent les différentes méthodes de marquage provient de la recapture des individus marqués ; celle-ci est, dans la grande majorité des cas, très décevante et l'intéressant travail de RUSSELL et coll. (1944) sur *Anopheles culicifacies*

(1) Pour tout ce qui concerne l'utilisation de radio-éléments en entomologie médicale, voir les travaux de BRUCE-CHWATT (1956) et de ROULE (1963).

Giles, en Inde, montre que, dans les meilleures conditions, une proportion restreinte des individus marqués (1 %) a pu être recapturée, ceci dans un très faible rayon autour du lieu d'origine.

En ce qui concerne l'étude des Diptères hématophages, nous verrons que ce dernier problème est facilité par l'emploi d'appâts humain ou animal, dont le rendement est nettement supérieur à celui des techniques plus artificielles que constituent les diverses méthodes d'attraction : pièges, etc.

B. Observations.

1° *Insectes en général.*

Le déplacement des Acridiens et des Aphides, de par l'intérêt scientifique et économique que présentent ces deux groupes d'Insectes, a fait l'objet de nombreuses études, notamment celles d'UVAROV (1928, *in* KENNEDY, 1951), de KENNEDY (1951) et de JOHNSON (1954).

Ce déplacement présente, très brièvement résumées, les modalités suivantes : l'Insecte ailé, sous l'influence de facteurs intrinsèques, s'envole verticalement de manière *active* jusqu'à une certaine hauteur, à partir de laquelle il est soumis à l'influence des courants aériens. Durant la deuxième phase du vol, il peut être transporté passivement sur de très longues distances, dans une direction indéterminée à l'avance. Le retour au niveau du sol, provoqué comme pour l'envol par une modification intrinsèque, s'effectue également de manière active. Bien que cette migration ne soit pas entièrement contrôlée, elle constitue néanmoins, selon UVAROV (1928), une phase active de la vie de l'Insecte.

L'ordre des Lépidoptères a également fait l'objet de nombreux travaux, que nous pouvons résumer par une phrase de WILTSHIRE (1946) : « The general picture is one of travel in many directions under environmental stimuli and of temporary or permanent settlement wherever the environments permits. » De plus, WILLIAMS (1949), dans son étude sur *Pieris brassicae* L. mentionne que ce Lépidoptère règle la hauteur de son vol et se déplace à un niveau constant par rapport au substratum. On constate généralement, pour ce dernier ordre d'Insectes, un déplacement de moindre envergure que chez les Acridiens et les Aphides et, surtout, une répartition plus homogène des individus autour de leur lieu d'origine.

Les différents auteurs séparent en outre, et de manière absolue, ce déplacement (« non-appetential flight » des auteurs anglo-saxons), du vol à courte distance qu'effectue l'Insecte ailé en vue de subvenir à ses différents besoins végétatifs : nutrition, oviposition, fécondation, etc. : PEARSON et BLAKEMAN (1906), différencient ce qu'ils nomment « flight » et qui constitue le vol migrateur ou dispersif, des « flitters » (petits déplacements) nécessaires aux besoins de l'Insecte. MOERICKE (1941, *in* JOHNSON, 1954), sépare également le « Zugphase » (de Zug : déplacement, migration), qui correspond au vol extensif, du « Befallphase » (de Befall : attaque) plus intéressé et plus localisé.

Peut-on différencier, chez les Insectes ailés, la dispersion et la migration ?

ANDREWARTHA et BIRCH (1954), comparent les deux phénomènes, et notent qu'ils n'ont parfois que peu de rapports entre eux.

JOHNSON (1960), pense que la migration constitue un aspect particulier de la dispersion.

GARRETT-JONES (1957) définit la migration comme un vol irréversible entrepris activement, à une saison définie, par des femelles fécondées, dans le but d'une dispersion de l'espèce et non pour la recherche de meilleures conditions de vie.

A la lecture de ces différentes observations, il apparaît que les deux phénomènes pourraient être définis comme suit :

— la dispersion est totalement active, ce qui se traduit par un déplacement correspondant à la capacité de vol de l'Insecte, dans la plupart des cas non orienté ; ceci détermine, quand les conditions écologiques le permettent, une répartition homogène autour du lieu d'origine ;

— la migration, dont une des phases est passive et sous la dépendance des éléments extrinsèques, est caractérisée par une orientation du déplacement qui peut alors atteindre une amplitude considérable et se traduire par une discontinuité dans la répartition des individus.

2° *Diptères hématophages.*

Les nombreuses observations effectuées sur ces Diptères ont été facilitées par l'hématophagie de la femelle, qui supprime en partie les difficultés de recapture mentionnées ci-dessus.

Culicidae : cette famille, à laquelle appartiennent de nombreux vecteurs d'endémies, a fait l'objet de multiples observations que nous présentons dans le tableau ci-joint (fig. 12). A la lecture de ce tableau, on peut constater que les résultats de MATHESON (1944), HORSFALL (1954) et GARRETT-JONES (1962), sont hors de proportion avec ceux des autres chercheurs. Pour ces premiers auteurs, en effet, l'aide du vent apparaît nettement et n'est d'ailleurs pas mise en doute par l'un d'entre eux (HORSFALL) ; ces vols seraient donc en quelque sorte à rapprocher du processus de déplacement des Acridiens et des Aphides décrit ci-dessus. Pour les autres exemples, les chiffres paraissent compatibles avec un déplacement entièrement actif, à la manière de celui des lépidoptères. En ce qui concerne les autres Diptères hématophages à l'exception des Simuliidae, peu d'observations ont pu être effectuées, et si l'on connaît l'extrême rapidité de vol de certains Tabanidae, on ne sait pratiquement rien des distances qu'ils peuvent parcourir.

3° *Simuliidae.*

L'étude du déplacement des imagos de cette famille, plus particulièrement des femelles, est facilitée par la superposition de plusieurs facteurs favorables :

— les exigences écologiques des stades préimaginaux de cette famille sont strictes et actuellement assez bien connues : courants d'eau de vitesse maxima et minima déterminées, existence de supports permettant la fixation des formes préimaginales, etc. Ceci permet, en sélectionnant une région assez vaste dans laquelle il n'existe qu'un nombre restreint de gîtes bien localisés, de posséder une certitude quant à l'origine des populations étudiées ;

— la grande productivité de la plupart de ces gîtes permet d'expérimenter sur un grand nombre d'individus et d'obtenir, malgré la dispersion de ceux-ci, des résultats statistiquement intéressants à des distances importantes du lieu d'origine ;

— d'autre part, comme nous l'avons mentionné ci-dessus, l'hématophagie, obligatoire dans la grande majorité des cas à la propagation de l'espèce et, pour *S. damnosum*, l'anthropophilie relative des femelles, facilitent grandement les observations concernant le déplacement de celles-ci.

La superposition de ces trois facteurs fait donc des Simuliidae une famille particulièrement favorable à l'étude, dans les conditions naturelles, du déplacement de l'imago et plus particulièrement de la femelle.

Simuliidae :

<i>Simulium damnosum</i> Th.	plusieurs miles	AUSTEN	1909
— —	40 km	HARGREAVES	1925
— —	72 km	GIBBINS	1936
— —	20-30 km	LEWIS	1953
— —	13 km	CRISP	1956
— —	15 km	CROSSKEY	1955
<i>Simulium griseicollae</i> Beck	80 km	LEWIS	1948
<i>Simulium metallicum</i> Bell.	10-150 km	DALMAT	1950
— <i>callidum</i> Dy. et Sh.	6-10 km	DALMAT	1950
— <i>ochraceum</i> Walk.	6-10 km	DALMAT	1950
<i>Simulium arcticum</i> Mall.	100 km	REMPEL et ARN.	1947
— —	220 km	FREDEEN	1956
<i>Simulium venustum</i> Say	15 km	FREDEEN	1956
<i>Simulium columbaczense</i> F.	100-250 km	BARANOV	1937
<i>Simulium reptans</i> L.	30-100 km	TIMOFEEVA et coll.	1962
— <i>rugglesi</i> N. et M.	3-10 km	BENNETT	1963

Culicidae :

<i>Anopheles pulcherrimus</i> Th.	25 km	WRIGHT	1918
<i>Anopheles pharoensis</i> Th.	56 km	KIRKPATRICK	1925
— —	29-45 km	GARRETT-JONES	1950
— —	280 km	GARRETT-JONES	1962
<i>Anopheles multicolor</i> Camb.	13 km	KIRKPATRICK	1925
<i>Anopheles annulipes</i> Walk.	320 km (?)	RATCLIFFE in G-JONES	1962
<i>Anopheles sergenti</i> Th.	4 km	SHAPIRO et coll.	1944
<i>Anopheles funestus</i> Giles	3 km	HOPKINS	1941
<i>Anopheles gambiae</i> Giles	3,5 km	GILLIES	1961
<i>Aedes taeniorhynchus</i> Wied	25 km	PROVOST	1952
<i>Aedes flavescens</i> Th.	6 km	SHEMANSCHUK et coll.	1955
<i>Aedes vexans</i> Meig.	150-700 km	HORSFALL	1954
— —	13 km	MCREARY et STEARNS	1937
<i>Aedes sollicitans</i> Walk.	13 km	MCREARY et STEARNS	1937
— — —	170 km	MATHESON	1944
<i>Aedes vexans</i> : 1 500 mètres au-dessus du sol		GLICK	1939

Fig. 12. — Quelques distances de vol observées chez les Diptères Nématocères hématophages (*Simuliidae* et *Culicidae*).

Le tableau ci-joint (fig. 12) mentionne les observations effectuées par les auteurs sur différentes espèces paléarctiques, néarctiques, néotropicales et éthiopiennes, et nous permet de dégager immédiatement la même particularité que nous avons relevée chez les *Culicidae*. En effet, les chiffres donnés par les auteurs suivants :

BARANOV (1937), revu par ZIVKOVITCH (1960) : *S. columbaczense* : 100-250 km ; REMPEL et ARNASON (1947) : *S. arcticum* : 100 km ; LEWIS (1948) : *S. griseicollae* : 80 km et FREDEEN (1956) : *S. arcticum* : 220 km, sont très élevés et font penser à l'action favorisante de certains facteurs extrinsèques, bien que HOCKING (1953) ait estimé la

capacité intrinsèque de vol des femelles de certaines espèces à plus de 100 km. Par contre, les résultats obtenus par les autres auteurs paraissent indiquer un déplacement entièrement actif.

En ce qui concerne *S. damnosum*, les différents facteurs bio-écologiques permettant une étude rigoureuse du déplacement des femelles se sont avérés particulièrement favorables et ont permis les observations suivantes :

AUSTEN dès 1909, écrit que les femelles de cette espèce viennent piquer l'homme à plusieurs miles des gîtes préimaginaux situés sur le Nil ; l'auteur ajoutant que ces piqûres rendent le travail à l'extérieur des habitations difficile, parfois impossible, ceci amène à penser que le déplacement est entrepris par un grand nombre de femelles.

HARGREAVES (1925) trouve, en Ouganda, des femelles de cette espèce jusqu'à 40 km de leur gîte originel.

GIBBINS (1936), cite une observation de 72 km.

LEWIS (1953), capture des femelles à 20-30 km du gîte préimaginal le plus proche. Ce même auteur (1956b et 1958a), dans le Nord-Nigéria et en Sierra Leone, met également en évidence les grandes distances accomplies par les femelles de cette espèce.

Signalons pour terminer, les observations de CRISP (1956) sur une population marquée au colorant : cet auteur a recapturé un nombre infime de femelles à 13 km du lieu d'origine, ce qui constitue une preuve supplémentaire du médiocre rendement des techniques de marquage.

Cette brève revue générale nous permet donc les conclusions suivantes :

— le déplacement des Insectes ailés peut être de grande amplitude et relever du type dispersif ou du type migratoire ;

— ce déplacement est conditionné par les facteurs propres à l'Insecte mais soumis à l'influence du milieu extérieur.

En ce qui concerne l'imago de *S. damnosum*, nous étudierons donc successivement :

— les facteurs intrinsèques déterminant le déplacement : puissance de vol, rapidité de vol, âge de la femelle, parasitisme, etc. ;

— les facteurs extrinsèques influençant ce phénomène : climatologie, types de végétation.

Précisons ici que nous utiliserons le terme de déplacement dans un sens correspondant au « non-appetential flight » des auteurs anglo-saxons et au « Zugphase » de MOERICKE (*loc. cit.*).

II. FACTEURS INTRINSÈQUES INFLUENÇANT LE DÉPLACEMENT

A. Rappel bibliographique.

1° Amplitude du déplacement.

Les nombreuses observations concernant ce phénomène ont été exposées ci-dessus.

2° Rapidité du déplacement.

SNOW et PICKARD (1956), évaluent à 10 ou 15 minutes, le temps nécessaire à une femelle de *Mansonia* sp. pour parcourir un mile.

CHRISTOPHERS (1960), mentionne, dans son ouvrage, les vitesses de vol de quelques Diptères ; en ce qui concerne *Aedes aegypti* L., il estime la vitesse de croisière de la femelle à jeun entre 0,5 et 1 mètre seconde, le mâle de cette espèce étant plus rapide. En ce qui concerne *S. damnosum*, LEWIS (1956b) estime que le déplacement des femelles, après leur éclosion nymphale, est très rapide.

3° Énergie nécessaire au déplacement.

CLEMENTS (1955), ne peut mettre en évidence de différences quantitatives de réserves abdominales chez les Moustiques qui ont, ou n'ont pas effectué de déplacement.

Pour HOCKING (1953), l'énergie nécessaire au vol provient presque exclusivement du nectar floral ingéré ; cet auteur calcule en outre que le maximum pouvant être parcouru grâce à cette énergie est de 22 km pour *Aedes communis* de Geer et, nous l'avons déjà mentionné, de 116 km pour *S. venustum*.

4° Déplacement en fonction de l'âge.

Il n'existe, dans la littérature entomologique, que très peu d'observations concernant ce point particulier, qui, dans le cas d'un Insecte vecteur, revêt cependant une importance capitale en ce qui concerne l'épidémiologie des maladies transmises.

JOHNSON (1954), écrit : « It may well be that most of the flying is done on the first flight. »

KENNEDY et STROYAN (1959), observent que chez certains Homoptères (Lachinidae et Aphididae), le déplacement a lieu uniquement dans les premiers jours de la vie, après quoi les muscles du vol s'atrophient. Pour GARRETT-JONES (1962), par contre, il semble que les femelles d'*Anopheles pharoensis* Th. puissent se déplacer durant toute leur vie. Cet auteur estime en effet que, si les femelles de cette espèce, responsables de la transmission du Paludisme en Israël, proviennent du delta du Nil, certaines d'entre elles doivent avoir un âge suffisant pour posséder et transporter des sporozoïtes au moment de la migration.

En ce qui concerne les Simuliidae, DAVIES (1957b), estime que la fécondation et la dispersion se produisent durant les deux premiers jours qui suivent l'éclosion et que la femelle n'est attirée par le repas sanguin qu'après ces deux jours ; l'auteur ajoute, en 1961, que les femelles de *P. fuscum* ne se dispersent pas durant l'accomplissement de leurs cycles gonotrophiques.

5° Déplacement en fonction du parasitisme¹.

Des nombreux parasites mis en évidence chez les femelles de *S. damnosum*, deux d'entre eux ont fait l'objet d'études approfondies : il s'agit d'*Onchocerca volvulus* dont le rôle pathogène a favorisé l'étude biologique, et des Mermithidae (chap. II : parasitisme, p. 55).

Mermithidae : la taille et le poids considérable de ces Nématodes ainsi que, chez les femelles, leur effet inhibiteur du développement ovarien, font penser qu'ils ont une répercussion importante sur certaines fonctions biologiques de l'hôte, notamment sa capacité de vol. En effet, PHELPS et DE FOLIART (1964), pour la région néarctique,

(1) Le parasitisme influe sur la physiologie de l'individu parasité, donc, au second degré, sur le déplacement. C'est pourquoi nous l'avons placé dans les facteurs intrinsèques, afin de le séparer nettement des autres facteurs (climatologie, végétation) qui, eux, ont une influence *directe* sur l'activité de vol.

afin de justifier la localisation très stricte de ces Nématodes dans certains cours d'eau, émettent l'hypothèse que les femelles parasitées ne prennent pas de repas sanguin et que leur puissance de vol est vraisemblablement réduite.

Cependant, LEWIS (1953, p. 620), constatait que les femelles de *S. damnosum* parasitées par ce Nématode pouvaient être capturées loin de leur gîte originel.

Onchocerca volvulus: nous avons mentionné, dans le paragraphe concernant le parasitisme, que la microfilaire, après son passage à travers la paroi intestinale de la femelle, gagne les muscles thoraciques dans lesquels elle effectue son développement. La présence de ce parasite dans le thorax où sont localisés les muscles de vol, se répercute-t-elle sur la capacité de vol de la femelle?

DALMAT et coll. (1952), estiment que les femelles de *S. ochraceum*, *S. metallicum* et *S. callidum* infestées par *O. volvulus* ont la possibilité de se déplacer à quelque distance de leur lieu d'infestation.

KIRK (1947), ne peut capturer de femelles de *S. damnosum* infestées à plus de 13 km du gîte préimaginal le plus proche.

LEBRUN (1950), observe, en ce qui concerne les femelles de cette espèce, une distance maximum de 12 km.

LEWIS (1953), met en évidence des femelles parasitées de cette même espèce jusqu'à 19 km de leur lieu d'origine.

Compte tenu de la diminution de l'âge moyen en fonction de la distance au gîte (que nous analysons ci-dessous), nous pouvons constater que ces chiffres ne présentent pas une différence considérable avec les distances maximum mentionnées précédemment.

Cependant, LEBIED (1950), émet l'hypothèse que le développement des larves d'*O. volvulus* diminue notablement la puissance de vol des femelles parasitées.

6° Déplacement du mâle.

La grande majorité des observations concernant les Diptères hématophages cités ci-dessus ont trait à la femelle. Cependant, MACREARY et STEARNS (1937) (*in* BATES, 1949), mettent en évidence une proportion considérable de mâles d'*Aedes vexans* et d'*Aedes sollicitans* à plus de 13 km du gîte le plus proche.

FARID (1956, *in* GARRETT-JONES, 1957), note un déplacement de 6 km pour *Anopheles sergenti* et précise que 30 % des individus capturés sont des mâles.

Ces deux exemples tendraient à montrer que les mâles de Diptères Nématocères peuvent effectuer des déplacements identiques en amplitude à ceux de la femelle.

B. Observations personnelles.

1° Amplitude du déplacement.

a) Bassin du Bandama — zone de Tiassalé.

Les points d'observation échelonnés à différentes distances, sur un axe perpendiculaire à la ligne des gîtes (fig. 2 et 13) nous ont permis de mettre en évidence :

— la présence de femelles jusqu'à 41 km du gîte le plus proche¹ ;

(1) Signalons, à propos du déplacement des femelles en zone forestière, que chacune des races africaines de la région de Tiassalé possède un nom vernaculaire pour désigner la femelle de *S. damnosum*: race Baoulé : Kourikouri; race Dida : Titia et Kri-poupou; etc... Cet Insecte est donc très bien connu et fort peu apprécié, jusqu'à de très grandes distances des gîtes d'origine.

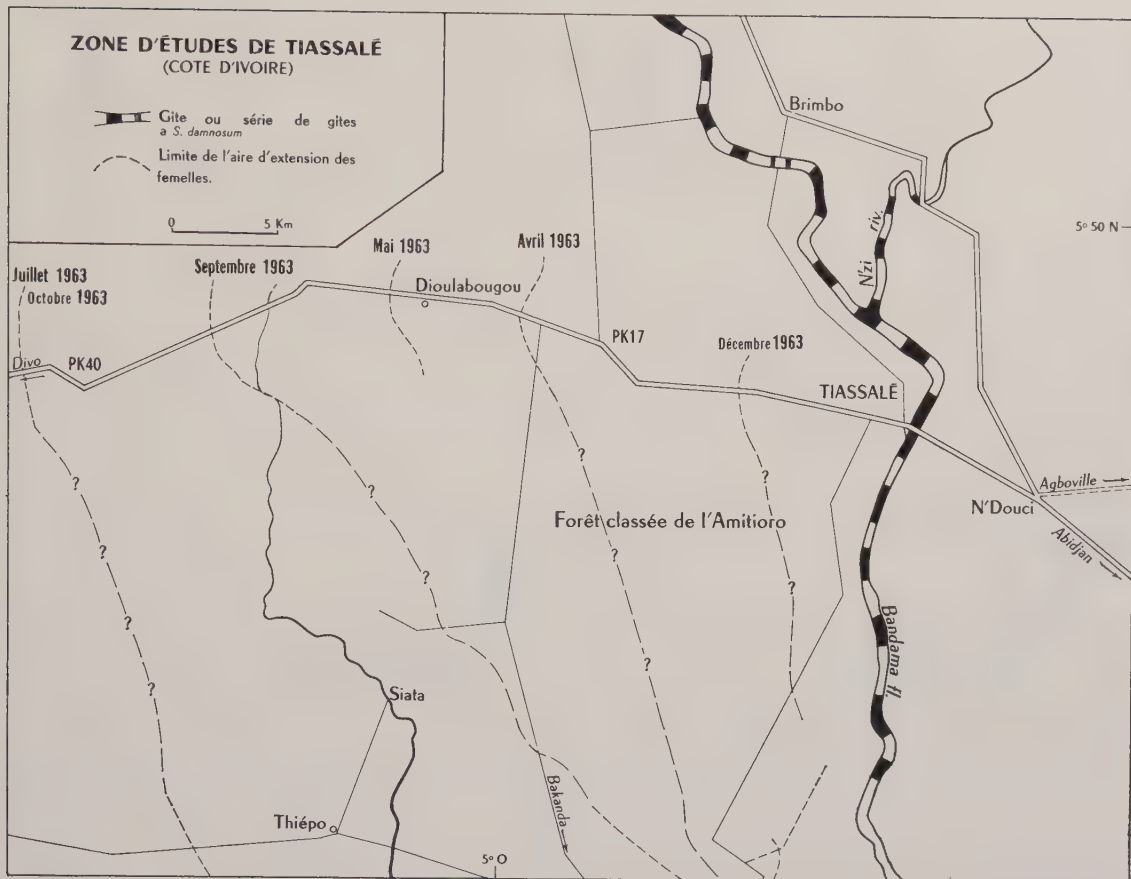


Fig. 13. — Variations saisonnières de l'aire de dispersion des femelles de *S. damnosum* dans la zone de Tiassalé (Côte d'Ivoire).

— comme nous le montrent les résultats ci-dessous, une régression régulière dans le nombre de femelles capturées en fonction de la distance au gîte (23 octobre 1963) :

km 0 :	1.800	femelles/jour/capteur		
km 20 :	416	—	—	—
km 35 :	85	—	—	—
km 41 :	16	—	—	—

Cette régression n'est pas toujours, loin s'en faut, aussi harmonieuse, mais, à part certains points particuliers que nous développerons ultérieurement, il ne nous a pas été donné d'observer une solution de continuité dans la répartition des femelles autour des gîtes.

b) Hauts-bassins de la Volta noire et de la Comoë.

Les cartes ci-après (fig. 14, A et B) nous montrent, à partir des gîtes existant sur ces deux cours d'eau, la répartition des femelles aux différentes saisons de l'année. Abstraction faite des variations saisonnières que l'on observe dans cette répartition, la distance maxima observée pour le déplacement des femelles de cette zone est de



Fig. 14. — Variations saisonnières de l'aire de dispersion des femelles de *S. damnosum* dans la zone des hauts bassins de la Volta noire et de la Comoé : A. saison des pluies : aire de dispersion radiaire, B. saison sèche : aire de dispersion linéaire.

28 km, distance séparant les gîtes de la Volta noire du point de capture de Mondon. Pour les femelles issues de la Comoé, dont le « marquage » parasitaire naturel de certains individus par des Mermithidae certifie la provenance, la distance maxima est approximativement, pour les deux saisons, de 18 km. En ce qui concerne la répartition de ces femelles, elle est, en saison des pluies, semblable à ce que nous avons observé dans le cas précédent (bassin du Bandama) ; en saison sèche, par contre, il apparaît, dans les captures, une discontinuité que nous analyserons ultérieurement. Ces résultats, obtenus en deux zones bioclimatiques différentes d'Afrique occidentale, nous donnent donc, concernant la distance maxima observée, des chiffres s'échelonnent entre 18 et 41 km et, si l'on excepte les chiffres (72 km) de GIBBINS (1936), nos observations sont en concordance avec celles des différents auteurs dont les résultats s'échelonnent, rappelons-le, entre 10 et 40 km. D'autre part, ces résultats nous montrent l'homogénéité de la population autour de son gîte préimaginal, ce qui constitue un premier argument en faveur de la « dispersion ».

2° Rapidité du déplacement.

Quels sont tout d'abord les critères qui peuvent nous permettre d'apprécier la rapidité du déplacement des femelles après leur éclosion ? L'étude des substances résiduelles de l'intestin moyen (méconium des auteurs), restes de la dégénérescence de l'épithélium intestinal de la larve, permet de dater, de manière précise, les femelles très jeunes possédant cette substance. En effet, une étude au laboratoire nous a permis de constater que les imagos éliminent ce méconium dans les 24 heures qui suivent leur

éclosion, cette élimination pouvant être accélérée par l'absorption de jus sucré ou de sang.

La présence, dans les captures, de femelles possédant cette substance résiduelle, ayant donc au maximum une journée de vie, est variable selon le lieu et selon la saison, la proportion pouvant représenter de 1 à 20 % du total des femelles nullipares ; il n'en reste pas moins qu'il s'agit d'un phénomène constant.

Sur le haut-bassin de la Comoë, le résultat d'une année de captures et de dissections nous a donné les pourcentages suivants :

km 0 : 8 % de femelles nullipares possédant du méconium,
 km 8 : 4 % de femelles nullipares possédant du méconium,
 km 15 : 1 % de femelles nullipares possédant du méconium.

Dans le bassin du Bandama, en zone forestière, les résultats sont pratiquement identiques, malgré la très faible proportion dans les captures, à l'intérieur de cette région bioclimatique, de femelles possédant cette substance résiduelle de l'intestin moyen.

Nous voyons donc que le pourcentage des femelles n'ayant pas plus d'un jour de vie, tout en diminuant régulièrement en fonction de la distance au gîte préimaginal, ne s'annule pas puisque nous capturons encore de telles femelles à 15 km du gîte le plus proche.

D'autre part, une expérimentation visant à la destruction des gîtes préimaginaux afin d'étudier, par vieillissement de la population, l'âge absolu des femelles (chap. III : longévité, p. 115), nous apporte un argument supplémentaire en faveur de la rapidité du déplacement des femelles. Cette expérimentation, réalisée sur la Comoë comportait des captures simultanées sur un des gîtes et à 8 km de celui-ci. Théoriquement, du fait des délais de parcours, la population de femelles nullipares aurait dû s'épuiser au deuxième point de capture un certain temps après celle des gîtes. En fait, les femelles appartenant à cette catégorie de population ont disparu presque simultanément dans les deux points de capture. Nous pouvons donc déduire de ces observations que les femelles de *S. damnosum* possèdent non seulement un large rayon d'action, mais ont également la possibilité de parcourir très rapidement de grandes distances.

3° Énergie nécessaire au déplacement.

Aucune observation physiologique précise n'a pu être effectuée en ce qui concerne *S. damnosum*. Mentionnons que les multiples comparaisons sommaires que nous avons pu effectuer concernant la quantité de graisse abdominale des femelles capturées sur le gîte et à différentes distances de celui-ci, n'ont pu mettre en évidence aucune modification notable.

Nous pensons que les femelles de *S. damnosum*, du fait de la facilité d'identification de leur lieu d'origine et de leur âge physiologique, constituent un matériel de choix pour une étude portant sur la physiologie et notamment le métabolisme du vol chez les Insectes.

4° Déplacement en fonction de l'âge.

a) Age moyen des femelles en fonction de la distance au gîte original :

Le tableau ci-après (fig. 15) fait apparaître le pourcentage de femelles nullipares et pares sur le gîte et à 8 km de celui-ci pour chacune des zones bioclimatiques. Ces chiffres correspondent au total des femelles capturées en chaque point aux différentes saisons de l'année.

	Sur le gîte	A 6 km
Volta rouge, savane soudanienne.....	39 %	59 %
		à 8 km
Comoë, savane guinéenne.....	53 %	64,5 %
		de 7 à 41 km
Bandama, forêt tropicale.....	89 %	91 %

Fig. 15. — Proportion de femelles nullipares en fonction de la distance au gîte préimaginal (les pourcentages proviennent de captures effectuées, en chaque point, durant une année).

Ce tableau nous montre que :

— la proportion de femelles nullipares dans les captures s'accroît en fonction de la distance du point de capture au gîte.

Notons qu'en zone forestière, le pourcentage de femelles nullipares étant très élevé en tous lieux, il ne nous a pas été possible, malgré la légère différence enregistrée, d'obtenir des résultats significatifs ;

— de plus, alors que les populations capturées à distance des gîtes ne représentent évidemment que les femelles ayant effectué un déplacement, les populations capturées près d'un gîte sont le résultat d'un mélange :

— de femelles provenant de ce gîte,

— de femelles provenant des gîtes voisins, ayant effectué leur déplacement dans le sens du cours d'eau. La présence de ces dernières femelles perturbe donc les résultats et l'âge moyen des femelles capturées sur un gîte est, de ce fait, automatiquement abaissé.

Nous concluons de ces observations que l'âge moyen des populations de femelles diminue en fonction de la distance du point de capture au gîte originel. Nous verrons ci-dessous qu'il peut y avoir deux explications à ce phénomène.

b) Moments de la vie durant lesquels a lieu le déplacement :

En ce qui concerne *S. damnosum*, et faute, cette fois encore, d'observations directes, quelles sont les données qui peuvent nous permettre de préciser les périodes de la vie durant lesquelles la femelle se déplace ?

— le pourcentage de femelles nullipares fécondées près du gîte et à différentes distances de celui-ci est pratiquement constant : 93 % ;

— le mâle, comme nous le verrons, ne se déplace vraisemblablement pas et la fécondation a lieu près du gîte ;

— le vol de la femelle a lieu avant le repas sanguin ;

— le repas de jus sucré s'effectue, le cas échéant, toujours avant le repas sanguin, et ceci pour chaque cycle gonotrophique ;

— ainsi que nous venons de le voir, la proportion de femelles nullipares s'accroît en fonction de la distance au gîte.

Vol des femelles nullipares :

Ce vol a lieu, dans la grande majorité des cas, après la fécondation et toujours avant le premier repas sanguin que la femelle ne prendra qu'à l'issue de son déplacement, ce qui correspond aux estimations de DAVIES (1957b) mentionnées ci-dessus. Nous ne possédons aucune possibilité de préciser la chronologie : repas de jus sucré/déplacement. Il est cependant vraisemblable que, du point de vue énergétique, et si l'on se réfère aux observations de HOCKING (1953), le repas de jus sucré est pris, dans la mesure des possibilités locales, avant le déplacement.

Vol des femelles pares :

— signalons immédiatement que nous n'avons jamais observé, au cours de nos très nombreuses dissections, les phénomènes d'atrophie musculaire signalés par KENNEDY et STROYAN (1959) chez les adultes âgés d'Aphides ;

— le fait que les femelles pares soient présentes dans les captures effectuées à distance des lieux d'éclosion indique-t-il que c'est au cours de cet état physiologique qu'elles ont effectué leur déplacement ? Pour répondre à cette question, deux modalités peuvent être envisagées :

a) La femelle nullipare fécondée effectue son premier vol, prend son premier repas sanguin, effectue son cycle gonotrophique sur place (chap. III : lieux de repos, p. 76) et ne se déplace plus par la suite, à l'exception des vols nécessaires à l'accomplissement de ses fonctions végétatives. Quand les conditions locales sont favorables, elle pond immédiatement et se met en quête d'un nouveau repas sanguin, qui déterminera le cycle gonotrophique suivant. Quand les conditions locales sont défavorables à l'oviposition immédiate, la femelle gravide effectue une rétention de ponte, se met à la recherche d'un gîte et, après un certain temps, pond, même dans les conditions les plus néfastes. A l'appui de cette hypothèse, signalons que nous avons pu observer des ovipositions non provoquées, en captivité, après cinq jours de rétention de ponte, dans les conditions les plus défavorables au développement préimaginal. Par la suite, cette femelle effectuerait un ou plusieurs cycles successifs, sur place, ses déplacements se limitant à la satisfaction de ses besoins physiologiques. La rétention de ponte, retardant le cycle suivant et provoquant, comme l'a écrit WANSON (1950), une mortalité accrue des femelles, suffirait à expliquer le pourcentage moins élevé de femelles pares enregistré à distance du lieu d'éclosion.

En résumé, la femelle ne se déplacerait qu'avant son premier cycle gonotrophique, à l'état de femelle nullipare, lorsqu'elle possède encore toutes ses ressources énergétiques ;

b) Le déplacement à partir du gîte d'origine peut être effectué par des femelles de tous âges.

— une femelle effectue son premier cycle gonotrophique à proximité du gîte et ne se déplace qu'ultérieurement, avant l'un quelconque de ses cycles successifs ;

— une femelle nullipare se déplace, effectue son premier cycle, y compris la ponte, dans les conditions du lieu d'arrivée, entreprend un nouveau déplacement, etc.

Ces deux dernières hypothèses ne sont pas non plus incompatibles avec l'accroissement du pourcentage de femelles nullipares en fonction de la distance au gîte, ces dernières femelles se déplaçant plus volontiers du fait de leur plus grande vitalité.

Une donnée intéressante vient à l'appui de ces dernières hypothèses, qui admettent toutes deux la possibilité de déplacement des femelles à tout âge de leur vie : en effet, nous démontrerons ci-dessous, dans le paragraphe concernant le déplacement en rapport avec le parasitisme, que la femelle vectrice est la principale responsable de l'extension des foyers d'Onchocercose et de la création de nouveaux foyers. Nous savons d'autre part que cette femelle ne peut se déplacer qu'avant le repas sanguin, jamais entre celui-ci et la phase gravide. Ceci semble indiquer que la femelle s'est infestée lors d'un premier repas sanguin effectué à l'intérieur du foyer onchocerquien déjà existant et qu'elle ne s'est déplacée qu'ultérieurement, transportant ainsi l'agent pathogène absorbé lors de ce repas. Cet argument, comparable par ailleurs à celui de GARRETT-JONES (1962), nous permet d'estimer que la femelle de *S. damnosum* possède la possibilité physiologique d'effectuer un déplacement avant n'importe lequel de ses cycles gonotrophiques successifs.

5° Déplacement en fonction du parasitisme.

a) *Mermithidae* : nous avons entrepris une étude comparative du pourcentage des femelles parasitées par ces Nématodes à différentes distances d'un gîte de la Comoë. Les captures effectuées sur le gîte préimaginal (plus de 1.000 femelles) et à 8 km de celui-ci (plus de 700 femelles), présentent pratiquement la même proportion d'individus possédant ce parasite dans la cavité abdominale : 7,5 %. La dissection de femelles provenant de ce même gîte et capturées (plus de 30 femelles) à plus de 17 km de distance (Mondon, fig. 14) mettent également en évidence ce parasite, le faible nombre de femelles récoltées nous interdisant de donner un pourcentage significatif. D'autre part, il nous a été possible de capturer, au pont de la Lobi (8 km du premier gîte, fig. 14), des femelles parasitées par ce Nématode et possédant également du méconium dans l'intestin moyen postérieur.

On peut déduire de ces observations qui infirment les hypothèses de PHELPS et DE FOLIART (1964), que la présence de ce parasite dans la cavité générale d'une femelle ne diminue ni sa capacité, ni sa rapidité de déplacement ;

b) *Onchocerca volvulus* : les observations que nous avons pu effectuer, tant en savane qu'en forêt, sont pratiquement identiques à celles de KIRK (1947), LEWIS (1953) et LEBRUN (1950) dont les résultats ont été mentionnés ci-dessus.

En zone de savane guinéenne, la distance maxima que nous avons pu mettre en évidence est de 19 km pour plusieurs femelles comportant soit des stades « saucisses » thoraciques, soit des formes métacycliques. Ces femelles ont pu être capturées en toutes saisons.

En zone forestière, la distance de vol maxima enregistrée a été de 17 km pour une femelle présentant une forme « saucisse » thoracique, à une période de l'année durant laquelle on pouvait capturer des femelles jusqu'à 41 km du gîte.

Peut-on déduire de ces observations que la puissance de vol des femelles est diminuée du fait du parasitisme par les formes thoraciques d'*O. volvulus* ?

Étant donné les résultats obtenus en zone forestière, il semblerait qu'il y ait effectivement une répercussion du parasitisme sur la capacité de vol de la femelle. Il convient cependant de souligner que, dans cette zone, le taux d'infestation déjà peu élevé à proximité du gîte, du fait du faible pourcentage des femelles pares, s'affaiblit encore à distance des gîtes par suite de la diminution de ce pourcentage.

L'argument épidémiologique, malgré les nombreuses inconnues qui subsistent encore à l'heure actuelle est, ici, de la plus grande importance. En effet, si l'on compare les foyers d'Onchocercose situés en zone de savane sèche et en forêt, on constate que les premiers foyers sont peu étendus et situés à proximité des gîtes, tandis que les foyers forestiers sont au contraire très étalés dans l'espace, si étendus que BUDDEN (1963), écrit à propos de la zone forestière camerounaise : « Endemic Onchocerciasis is so wide spread that it is difficult (probably impossible), to find an unaffected village, and skin infection is almost universal amongst adults ».

La superposition de ces variations épidémiologiques et des variations de l'aire de dispersion des femelles de *S. damnosum* que nous analyserons ultérieurement nous permet d'affirmer, sans vouloir pour autant négliger le rôle du réservoir humain, que le vecteur est le principal responsable de l'extension de l'endémie onchocerquienne et, notamment, de la création de nouveaux foyers.

En nous appuyant sur ce dernier argument, nous pouvons admettre que la puissance de vol des femelles de *S. damnosum* parasitées par *O. volvulus* est, sinon intacte, du moins très peu diminuée.

6° Variations de la capacité intrinsèque de vol.

Compte tenu des différences saisonnières que l'on peut observer dans la répartition des femelles autour de leur gîte originel, existe-t-il une variation de la capacité de vol de celles-ci ?

Les observations effectuées sur le haut-bassin de la Volta noire (fig. 14) montrent qu'en toute saison, lorsque les conditions écologiques le permettent, le déplacement des femelles est pratiquement toujours du même ordre de grandeur : 18 à 28 km.

En ce qui concerne les autres régions, les différences de productivité des gîtes larvaires sont telles qu'elles se traduisent par des variations très sensibles du déplacement maximum observé. Il est cependant vraisemblable que seuls les facteurs écologiques interviennent dans ces différences et que la capacité de vol des femelles ne subit pas de variations saisonnières.

7° Déplacement du mâle.

Les essais de capture effectués, soit par fauchage dans la végétation soit au piège lumineux (chap. III : lieux de repos, p. 72), nous ont permis de capturer de nombreux mâles à proximité immédiate des lieux d'éclosion. L'emploi des mêmes techniques à des distances supérieures à un kilomètre des gîtes, ne nous a plus permis de capturer d'individus de ce sexe, alors que nous continuions à récolter des femelles (chap. III : lieux de repos, p. 73).

D'autre part, nous n'avons pu observer sur les gîtes et à distance de ceux-ci aucune différence dans les taux des femelles fécondées. Il semble donc que les mâles de *S. damnosum* ne s'éloignent pas de leurs lieux d'éclosion et que la fécondation s'effectue à proximité immédiate des gîtes originels.

C. Résumé.

Cette révision des différentes données concernant la capacité de vol de l'adulte et principalement de la femelle de *S. damnosum*, nous permet de dégager les conclusions suivantes :

— le déplacement de la femelle peut atteindre une amplitude considérable et, dans certains cas, dépasser 40 km ;

- ce déplacement s'effectue de manière très rapide ;
- la proportion de femelles nullipares augmente en fonction de la distance au gîte. Le déplacement peut être effectué durant toute la vie des femelles, avant chaque cycle gonotrophique ;
- le déplacement des femelles parasitées, notamment par *O. volvulus*, n'est pas diminué dans des proportions considérables ;
- le mâle semble ne pas s'éloigner de son gîte originel et la fécondation s'effectue à proximité de celui-ci.

III. FACTEURS EXTRINSÈQUES INFLUENÇANT LE DÉPLACEMENT

A. Rappel bibliographique.

Les facteurs extrinsèques ayant une influence sur le déplacement des femelles de Simuliidae, et particulièrement de *S. damnosum*, peuvent être divisés en deux catégories :

1° *Facteurs météorologiques et climatologiques.*

a) Le vent.

La revue bibliographique figurant en tête de ce paragraphe nous a montré l'influence qu'avaient les courants aériens sur le déplacement des Insectes (KENNEDY, 1950 ; JOHNSON, 1954).

En ce qui concerne le déplacement en altitude, GLICK (1939) a pu récolter des adultes de Nématocères, et notamment de Simuliidae, jusqu'à une hauteur de 1.500 mètres dans l'atmosphère.

En ce qui concerne les recherches effectuées sur *S. damnosum*, WANSON (1950), utilise un filet aérien agencé sur un aéroplane qu'il fait évoluer au-dessus de la canopée des régions forestières bordant le Congo, sans jamais récolter de femelles en vol. Les résultats sont identiques à 100 et à 500 mètres au-dessus de la forêt, et l'auteur en conclut : « L'on est amené à penser que ces dernières (Simulies) restent attachées au sol, qu'elles quittent rarement parce qu'elles s'opposent avec efficacité aux forces aériennes qui tendent à les enlever et à les emporter, non point par leur poids minime, mais par la puissance de leur vol. »

Pour ce même auteur, un vent violent diurne supprime la pénétration des Simulies dans la ville (en l'occurrence Léopoldville, Congo belge) et une vitesse de 5 à 10 m/sec. est nettement défavorable à la migration : « Par contre, aux vitesses comprises entre 1 et 4 m/sec., et surtout par temps calme, l'invasion est massive, la direction prise par les Simulies n'étant pas nécessairement celle du vent lui-même. » En résumé, pour cet auteur, le déplacement de la femelle de *S. damnosum* serait entièrement actif et sous la dépendance des facteurs intrinsèques, le vent ne pouvant constituer qu'un facteur limitant, jamais un facteur favorable.

CROSSKEY (1955), qui envisage l'action du vent sur le déplacement des femelles, estime qu'une très légère brise empêche le déplacement de celles-ci, ce dernier correspondant il est vrai, aux besoins végétatifs.

Ces deux auteurs s'accordent donc pour dire qu'en ce qui concerne la femelle de

S. damnosum, le vent ne constitue pas un facteur « favorisant », mais uniquement un facteur « limitant ».

b) L'humidité atmosphérique, la nébulosité.

WANSON (1950), dans la région de Léopoldville, observe qu'en saison humide le déplacement des femelles de *S. damnosum* est de plus grande amplitude qu'en saison sèche et estime à 55 % le seuil minimum d'humidité relative nécessaire à celui-ci.

LEWIS (1953), effectue la même observation dans les régions plus sèches du Soudan anglo-égyptien.

GROSSKEY (1955), au Nigéria, écrit : « In general, the fly (*S. damnosum*) seems to prefer slightly humid overcast days to hot days on which the sun shines... »

Enfin, CRISP (1956), étudie comparativement l'extension des femelles en saison sèche et en saison des pluies dans une région de savane du nord-Ghana. Les conclusions de cet auteur corroborent les résultats précédemment cités, que l'on peut résumer ainsi : le gradient d'humidité atmosphérique par lui-même, ainsi que la nébulosité agissant comme écran contre le rayonnement solaire, constitueraient des facteurs influençant le déplacement des femelles.

2° Types de végétation.

Plusieurs populations voltaïques (Mossi-Boussancé, etc.), qui paient un lourd tribut à l'Onchocercose, attribuent cette maladie à certains arbres tels que le Fromager et le Caïlcédrat, qui se déplaceraient la nuit et « jetteraient » la maladie sur ceux qui s'attardent au dehors (PUYUELO et HOLSTEIN, 1950 ; voir également ci-dessous, VELLIEUX et coll., 1958).

En ce qui concerne *S. neavei*, DRY écrivait, dès 1921 : « The flies are appreciably less numerous in thin than in thick forest, and while present in the middle of open spaces... are there distinctly less numerous than in the forest. This falling off in numbers as one get away from dense forest, is quite a sudden one ».

Par la suite, BARNLEY (1961), constate que les plantations de café paraissent présenter des conditions idéales au déplacement des adultes de cette espèce.

GROSSKEY (1955), étudiant le déplacement des femelles de *S. damnosum* en zone de savane arborée du Nigéria, effectue les observations suivantes :

— le déplacement de ces femelles est plus important dans les régions boisées que dans les régions sans végétation ;

— les terres cultivées constituent un obstacle au déplacement ;

— les femelles ont tendance à remonter les cours d'eau.

Cet auteur estime donc que l'ombre créée par la végétation favorise la dispersion des femelles autour de leur lieu d'éclosion.

LEWIS (1958a) écrit : « As in several other countries, thick woodland evidently hinders movement. » Ce même auteur (1960a et b) estime que la végétation dense des zones forestières retarde ou arrête le mouvement des femelles de deux espèces africaines : *S. damnosum* et *S. neavei*. Il mentionne également les différences qu'il a pu mettre en évidence entre les régions forestières et les régions de savane du nord-Nigéria, du Soudan et du Sierra Leone, dans lesquelles les femelles sont souvent abondantes loin des cours d'eau. L'auteur ajoute que la disparition de la forêt camerounaise au profit des plantations favorise la dissémination des femelles. Dans un travail ultérieur (1960c) ce même auteur synthétise ses précédentes observations : les adultes de *S. damnosum* peuvent effectuer

de longs parcours dans les zones sans obstacles ; ils tendent à être nombreux là où il existe une végétation peu abondante, mais sont rares dans la forêt dense, qui constitue vraisemblablement un obstacle à leur déplacement.

En outre, VELLIEUX et coll. (1958), écrivent au sujet de l'aspect épidémiologique de l'Onchocercose : « La flore joue également un rôle non négligeable bien connu de l'autochtone qui associe souvent « Onchocercose » et « Arbres ». Les villages entourés de zones boisées, sans barrière protectrice de terres cultivées ou seulement de savane brûlée sont particulièrement touchés. » Les auteurs mettent ainsi en évidence des différences d'infestation considérables entre certains villages également éloignés des gîtes mais séparés ou non de ceux-ci par des espaces sans végétation.

Cette brève revue, dans laquelle les observations écologiques recouvrent parfaitement les considérations épidémiologiques, fait apparaître les points suivants :

— une végétation trop dense (forêt tropicale) limite la dissémination des femelles autour de leur gîte préimaginal ;

— seule une végétation du type savane arborée permettrait le déplacement en conciliant à la fois :

— la protection contre le rayonnement solaire, que nous avons déjà mentionnée à propos de la nébulosité,

— les espaces vides permettant le vol rapide et en ligne droite de ces femelles.

B. Observations personnelles.

1° *Facteurs météorologiques et climatologiques.*

a) Le vent.

Bassin du Bandama — Zone de Tiassalé (fig. 13).

Les observations effectuées dans cette zone mettent en évidence, nous l'avons vu, un déplacement considérable des femelles.

Afin d'éliminer l'influence du vent, que l'on pourrait suspecter, étant donné sa direction (O.-N.-O. durant la saison de l'expérimentation) d'être favorable au déplacement des femelles, nous avons entrepris une série de captures comparatives en différents points échelonnés (cf. fig. 2) :

— sur l'axe Tiassalé-Divo, déjà cité ;

— sur l'axe N'Douci-Agboville, également perpendiculaire à la ligne des gîtes mais situé sur la rive gauche du fleuve. Le nombre peu élevé de captureurs dont nous disposions pour cette enquête, ne nous a pas permis d'occuper simultanément les différents lieux de capture échelonnés sur les deux axes routiers ; cependant, les captures effectuées en permanence sur les gîtes, ainsi que les enregistrements climatologiques n'ont fait ressortir, durant cette période, aucune variation sensible d'une journée à l'autre. La plus grande distance observée, parcourue par les femelles, a été, lors de cette expérimentation :

— sur la rive droite (Tiassalé-Divo) : 35 km ;

— sur la rive gauche (N'Douci-Agboville) : 28 km.

Les courbes de régression se sont révélées pratiquement identiques, compte tenu des variations inhérentes à chaque lieu de capture. Cette observation personnelle, qui concorde avec celles de WANSON (1950) et de CROSKEY (1955), nous permet de conclure

que le déplacement des femelles de *S. damnosum* est effectué sans l'aide des courants aériens. Ce déplacement est donc entièrement actif, même lorsque les distances parcourues (dans notre observation plus de 30 km), paraissent très importantes.

b) L'humidité atmosphérique, la nébulosité.

Bassin du Bandama — Zone de Tiassalé.

La carte ci-dessus (fig. 13) nous montre les limites à l'intérieur desquelles ont pu être capturées les femelles aux différentes saisons de l'année ; elle nous permet de constater une relation entre le déplacement maximum observé et les variations climatologiques saisonnières :

— en saison des pluies, le déplacement des femelles autour de leur gîte peut atteindre une amplitude considérable ;

— en saison sèche, ce déplacement est minimum.

Cependant, la productivité des gîtes préimaginaux suit également, dans cette zone, les variations climatologiques saisonnières et peut donc avoir une influence importante sur les observations effectuées.

Bassins de la Volta noire et de la Comoë.

La carte ci-dessus (fig. 14 A et B), nous permet de comparer la répartition des femelles de *S. damnosum* autour de leur gîte aux deux saisons de l'année :

— Saison des pluies (carte A) : les femelles se déplacent dans toutes les directions autour de leur gîte d'origine et, sauf rares exceptions, il est possible de capturer ces femelles en tous points de l'aire de répartition.

— Saison sèche (carte B) : mis à part le déplacement le long des cours d'eau que nous analysons ci-dessous, les femelles se cantonnent aux environs immédiats de leur gîte originel.

En effet, en terrain découvert, nous n'avons pu capturer de femelles à une distance supérieure à 700-800 mètres du gîte le plus proche. Notons que le passage d'un type de répartition à l'autre est extrêmement rapide comme en témoigne l'exemple de Guénavillage (fig. 14) : ce point de capture, situé à 5 km des gros gîtes de la Volta noire, nous a montré, durant la saison sèche 1961-1962 (novembre 1961-avril 1962), une absence quasi-absolue de femelles. Les premières pluies de l'année 1962 ayant eu lieu le 17 avril, nous avons constaté, dès la première journée de captures après ces pluies (19 avril) un accroissement très sensible du nombre des femelles capturées.

Dans ces exemples pris en zone de savane, la productivité considérable des gîtes préimaginaux aux différentes saisons nous amène la preuve que les dissemblances observées ne sont pas imputables aux variations de densité de populations, mais uniquement aux facteurs climatologiques :

— la température paraît ne pas être en cause. En effet, les variations considérables observées dans les températures moyennes diurnes entre la saison sèche « froide » et la saison sèche « chaude » ne se traduisent pas par une variation quelconque de l'aire de répartition des femelles.

— Seuls les facteurs conditionnant le degré hygrométrique peuvent donc être incriminés : pluie, nébulosité.

Nous avons pu observer (chap. III : rythme de piqure, p. 63), notamment en forêt où les précipitations sont abondantes, qu'une forte pluie se traduit par une diminution

considérable et parfois même une annulation des captures. Il est vraisemblable que ce facteur, agissant sur le déplacement à courte distance (déplacement végétatif), se répercute également sur le déplacement à longue distance, du moins en terrain découvert. Cependant, l'augmentation de l'humidité atmosphérique que provoquent ces précipitations, ainsi que la nébulosité constituant un écran contre le rayonnement solaire, créent des conditions écologiques autorisant le déplacement des femelles en terrain découvert.

Il nous est impossible, dans l'état actuel de nos connaissances, de faire la part de ce qui revient à chacun de ces deux facteurs (pluie et nébulosité) qui, de plus, sont difficilement dissociables l'un de l'autre.

WANSON (1950), nous l'avons mentionné, estime à 55 % le seuil d'humidité relative (enregistrée à 17 heures) au-dessous duquel l'activité des femelles ne se manifeste pas.

Malgré les très nombreuses mesures effectuées simultanément aux captures dans chacune des zones et à chaque saison, nous nous garderons bien d'avancer un chiffre aussi précis, et, semble-t-il, aussi absolu. En effet, si l'on considère ce chiffre de 55 % à 17 heures, il ne traduit absolument pas les variations considérables que présentent les courbes diurnes d'humidité relative en fonction de la saison et des différentes zones bioclimatiques.

En résumé, nos observations sont en concordance avec celles des différents auteurs cités, et nous en concluons que l'humidité relative ainsi que la nébulosité, protégeant du rayonnement solaire, influencent le déplacement des femelles de *S. damnosum*. Signalons que nous n'avons pu effectuer d'observations concernant les variations de la dispersion en fonction des fluctuations de pression barométrique.

2° Types de végétation.

Bassin du Bandama — Zone de Tiassalé.

Les captures de routine ont été effectuées, dans cette zone, le long d'un axe routier susceptible de favoriser le passage des femelles ; il nous est donc interdit d'en tenir compte. Cependant, les quelques séances journalières de capture que nous avons effectuées en un point situé à proximité des gîtes, et absolument isolé à l'intérieur d'une forêt secondaire classée, nous ont toujours donné des résultats nuls, ceci malgré le nombre important de femelles récoltées en de nombreuses localités environnantes. Ces résultats semblent confirmer les observations de LEWIS (1960a, b et c) qui considère que la végétation dense des forêts tropicales (en l'occurrence, la forêt secondaire), constitue un facteur limitant le déplacement des femelles de *Simulies* africaines. Nous verrons ci-dessous qu'il est possible d'envisager, à ce sujet, une autre hypothèse.

Bassins Volta noire — Comoë.

Il nous a été possible d'effectuer une comparaison entre les deux régions suivantes : (fig. 14) :

— la zone de la Volta noire avec des captures annuelles effectuées au pont de Guéna et au village de Sidi : le pont de Guéna est situé à proximité immédiate de la zone des gîtes ; le point de capture de Sidi, situé à 8 km du gîte le plus proche, est relié à celui-ci par la rivière Dia, ne présentant pas elle-même de gîtes à *S. damnosum* et dont la galerie forestière est discontinue et endommagée par l'homme en de nombreux points ainsi que le montre la figure ci-dessus (planche II, A) ; cette galerie forestière, peu importante, ne présente pas de « canopée » formant voûte au-dessus du cours d'eau ;

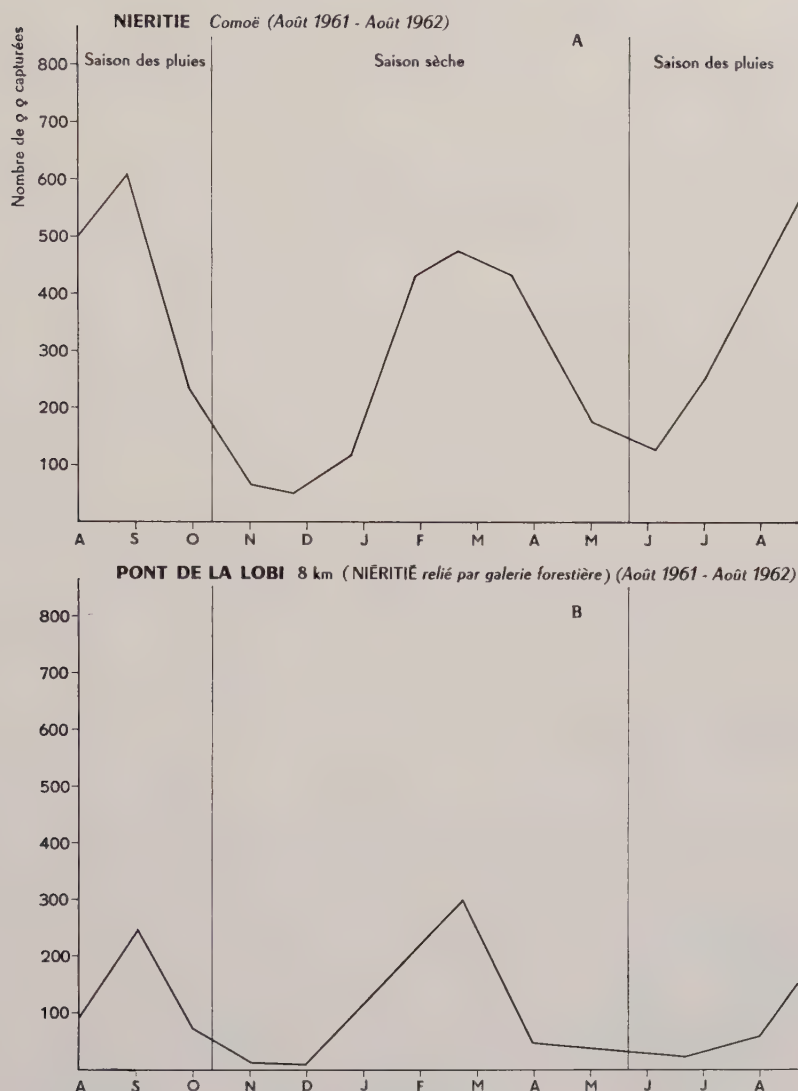


Fig. 16. — Courbes annuelles de captures de femelles de *S. damnosum* : A. Niéritié, août 1961-août 1962, B. pont de la Lobi, août 1961-août 1962.

— la zone de la Comoë, avec les captures annuelles effectuées à Niéritié et au pont de la Lobi : Niéritié est situé, de même que Guéna, sur la zone des gîtes ; le pont de la Lobi, situé, comme Sidi, à 8 km du gîte le plus proche, est relié à celui-ci par la rivière Lobi, qui ne comporte pas de gîtes à *S. damnosum*. A la différence de la Dia, la Lobi, traversant une région inhabitée, est bordée par une très belle galerie forestière intacte et ininterrompue sur tout son parcours (planche II, B). Cette galerie forestière forme au-dessus du cours d'eau un véritable tunnel isolé des conditions climatologiques extérieures.

Ces deux régions, très voisines, présentent par ailleurs des conditions climatologiques et de végétation (savane boisée) pratiquement identiques.

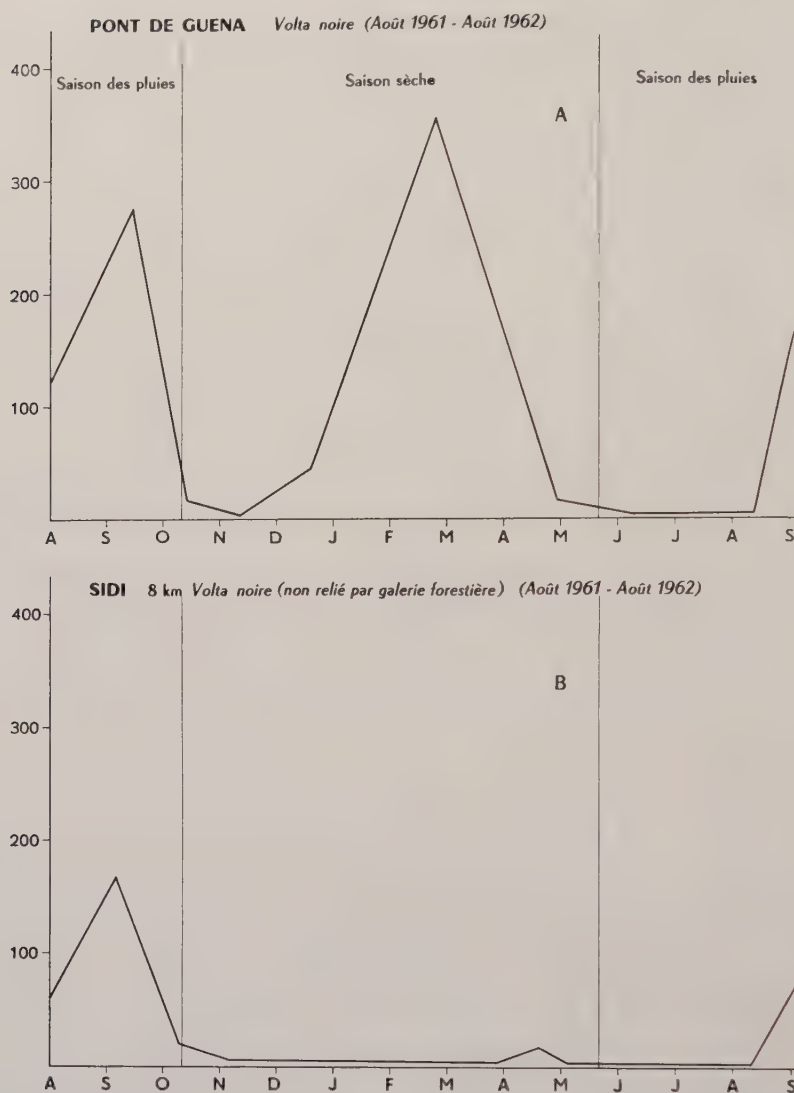


Fig. 17. — Courbes annuelles de captures de femelles de *S. damnosum* : A. pont de Guéna, août 1961-août 1962, B. Sidi, août 1961-août 1962.

Examinons les courbes de captures obtenues en ces différents points : (fig. 16 et 17).

— Les courbes enregistrées à Niéritié (fig. 16 A) et au pont de Guéna (fig. 17 A) présentent une analogie d'ensemble indiscutable :

- un pic de saison des pluies : juillet-septembre,
 - un pic de saison sèche : janvier-mars,
- seules les quantités de femelles capturées sont différentes.

— Les courbes enregistrées au pont de la Lobi (fig. 16 B) et à Sidi (fig. 17 B), points de captures situés à égale distance du gîte le plus proche, présentent, par contre, une différence essentielle :

— la courbe annuelle de captures du pont de la Lobi, possédant deux pics, est, en quelque sorte, calquée sur la courbe de Niéritié,

— la courbe annuelle enregistrée à Sidi ne fait apparaître qu'un pic de saison des pluies.

Les différences observées dans la productivité des gîtes de la Comoë et de la Volta noire ne peuvent être mises en cause, les captures effectuées sur la Guénako (fig. 14), dont les femelles proviennent de Guéna, étant semblables à celles de la Lobi et présentant les deux pics annuels caractéristiques.

Il ressort de cette comparaison qu'il existe une relation étroite entre la présence d'une population de saison sèche au pont de la Lobi et l'existence d'une galerie forestière importante et continue : la continuité de celle-ci détermine des conditions micro-climatiques particulières qui permettent le passage, donc la capture, des femelles au pont de la Lobi durant la saison où ces femelles ne peuvent se déplacer en zone de savane boisée guinéenne.

Bassin de la Léraba — Dagoidougou (fig. 4).

L'expérimentation a été effectuée dans cette zone de savane guinéenne en février 1964, au milieu de la saison sèche ; les épandages de larvicide selon la technique classique (chap. I : techniques, p. 8), ont été effectués au pont de la Léraba ; l'insecticide a atteint et détruit les gîtes B, C, D. Simultanément, une prospection personnelle nous montre le gîte A en pleine production.

Résultats : des captures effectuées durant toute cette expérimentation au point B et au village de Dagoidougou, nous donnent les résultats suivants (fig. 18) :

— les captures effectuées en B, diminuent, se stabilisent, mais ne s'annulent pas, ce qui est la preuve d'une réinfestation permanente par les femelles provenant de A, les gîtes B, C et D étant détruits comme nous l'ont montré de fréquentes vérifications personnelles durant toute l'expérimentation ;

— les gîtes A, B et D étant pratiquement équidistants de Dagoidougou, et séparés de ce village par une végétation de type savane boisée intacte (forêt classée), nous aurions dû continuer à capturer des femelles en ce point, le gîte A restant productif ;

— or, les captures effectuées au village de Dagoidougou présentent une régression normale et s'annulent 24 à 27 jours après l'épandage, ce qui correspond à la durée de vie des femelles dans de telles conditions écologiques ;

— cette annulation des captures nous permet donc d'admettre que les femelles capturées à Dagoidougou ne provenaient pas du gîte A non détruit, mais des gîtes B, C ou D, devenus improductifs et dont la population s'est éteinte après un délai normal.

Nous déduisons de cette observation, que les femelles de *S. damnosum*, malgré la distance relativement faible (7 km) ne traversent pas, en saison sèche, une zone de savane boisée guinéenne ; les femelles capturées dans le village de Dagoidougou en saison sèche suivent donc la galerie forestière de la rivière Bouinlé (flèches sur la fig. 4), seule voie d'infestation possible en dehors de la savane.

Facteurs anthropiques influençant la dispersion des femelles :

Les observations de VELLIEUX et coll. (1958) présentées ci-dessus, constituent la preuve que l'action de l'homme sur la végétation modifie et, dans les exemples présentés par ces auteurs, diminue la dispersion des femelles en zone de savane. Par contre, en

Date	Nombre de jours après l'épandage	Captures de femelles	
		Pont de la Léraba (gîte B)	Dagoidougou
8 février			61 (10 h-18 h)
10 —	1 ^{er} épandage		
11 —	1 jour après épandage	561 (7 h-18 h)	
12 —	2 —	613 —	
13 —	3 —	474 —	
14 —	4 —	268 —	
15 —	5 —	188 —	
16 —	6 —		69 (7 h-18 h)
17 —	7 —	263 —	
18 —	8 —	337 —	
19 —	9 —	371 —	
20 —	10 —	345 —	
21 —	11 —	292 —	
23 —	13 —	290 —	
24 —	14 —	269 —	
25 —	15 —		14 —
26 —	16 —	231 —	
27 —	17 —	266 —	
28 —	18 —	156 —	
29 —	19 —	163 —	12 —
1 ^{er} mars	20 —		4 —
2 —	21 —	171 —	
3 —	22 —	77 —	
4 —	23 —	65 —	
5 —	24 —		3 —
6 —	25 —	106 —	
7 —	26 —	85 —	
8 —	27 —		0 —
9 —	28 —		0 —
10 —	29 —	35 —	
11 —	30 —	53 —	
12 —	31 —	155 —	
13 —	32 —	23 —	
14 —	33 —	18 —	
15 —	34 —		0 —
16 —	35 —		0 —

Fig. 18. — Captures de femelles de *S. damnosum* effectuées au pont de la Léraba et au village de Dagoidougou (cf. fig. 4).

zone forestière, il est certain que la construction de routes, pistes, etc., peut se traduire par une dispersion plus aisée de ces femelles, même si l'on admet que la végétation forestière ne constitue pas un obstacle au déplacement de celles-ci. Il est également vraisemblable que le remplacement de la forêt primaire ou secondaire par les plantations (caféiers, cacaoyers, bananiers, etc.) aboutit au même résultat. L'action de l'homme peut donc se traduire par la diminution ou l'augmentation de l'aire de dispersion des femelles, ce qui n'est pas, nous le verrons (Conclusions, p. 168), sans conséquences sur l'épidémiologie de l'Onchocercose.

Ces différentes observations nous permettent de dresser le tableau suivant :

- types de végétation permettant le déplacement des femelles en toutes saisons :
 - forêt tropicale humide, sauf et ceci resterait à vérifier, par obstruction en forêt secondaire,
 - forêt galerie et galerie forestière ininterrompues ;
- types de végétation ne permettant le déplacement des femelles qu'en saison des pluies :
 - savane boisée guinéenne,
 - savane soudanienne.

En résumé :

- les facteurs extrinsèques conditionnant le déplacement et la répartition des femelles autour de leur gîte originel peuvent être divisés en deux séries :

Facteurs climatologiques.

Le vent, du moins en ce qui concerne nos observations personnelles, ne constitue pas un facteur « favorisant » le déplacement ; celui-ci est donc entièrement actif.

Une hygrométrie élevée, ainsi que la nébulosité créant une protection contre le rayonnement solaire, permettent le déplacement des femelles en terrain découvert, sans qu'il soit possible de déterminer avec certitude la part exacte qui revient à chacun de ces facteurs.

Végétation.

Les différents types de végétation, protégeant ou non les femelles du rayonnement solaire et pouvant créer un microclimat particulier, ont également une grande influence sur le déplacement des femelles à partir de leur gîte préimaginal.

Nous avons synthétisé ci-après l'influence de ces différents facteurs (fig. 19).

Ce tableau nous permet de constater que la présence d'un seul facteur (végétation ou climatologie) est suffisante pour permettre le déplacement des femelles.

L'association de deux facteurs limitants, qui se produit durant la majeure partie de l'année en zone de savane sèche, restreint la répartition des femelles à la proximité immédiate de leur gîte.

		VÉGÉTATION	
		permettant à elle seule le déplacement (forêt, forêt galerie, galerie forestière)	ne permettant pas à elle seule le déplacement (savane boisée guinéenne, savane soudanienne)
FACTEURS CLIMATOLOGIQUES	ne permettant pas à eux seuls le déplacement (hygrométrie peu élevée, nébulosité absente)	DISPERSION RADIAIRE Ex. : forêt tropicale, plantations ; le rôle de la forêt secondaire n'est pas précisé à l'heure actuelle.	DISPERSION RADIAIRE Ex. : savane guinéenne durant la saison des pluies. Savane soudanienne de manière exceptionnelle.
	permettant à eux seuls le déplacement (hygrométrie élevée, ciel couvert)	DISPERSION LINÉAIRE Ex. : forêt galerie en zones de savane, à condition que cette forêt galerie soit continue et forme une canopée au-dessus du lit du cours d'eau.	pas de dispersion CONFINEMENT Ex. : savane soudanienne sans galerie forestière durant la majeure partie de l'année. Savane guinéenne quand la galerie forestière est interrompue, durant la saison sèche.

Fig. 19. — Tableau montrant les possibilités de déplacement des femelles de *S. damnosum* en fonction des facteurs extrinsèques : facteurs climatologiques et végétation.

IV. DISCUSSION

Cette analyse du déplacement des femelles de *S. damnosum* et des facteurs conditionnant la répartition d'une population autour de son gîte originel, nous a permis de dégager les points suivants :

— le déplacement est entièrement actif et, dans les exemples présentés, jamais favorisé par les courants aériens ;

— malgré certains hiatus que nous analyserons ci-dessous, la répartition des femelles autour de leur gîte originel est, dans les limites des barrières écologiques, homogène.

Ces deux points correspondent donc parfaitement à la définition de la dispersion telle que nous avons pu la dégager des différents exemples présentés au début de ce paragraphe¹.

A. Types d'aires de dispersion.

Les variations constatées dans la répartition ne sont dues qu'aux facteurs extrinsèques et l'aire de dispersion épouse, en quelque sorte, les limites créées par les facteurs écologiques. Étant donné les variations enregistrées, nous pouvons différencier deux types particuliers de dispersion, que nous avons schématisés dans la figure 20 en fonction des différentes zones bioclimatiques et des variations saisonnières :

1° *Aire de dispersion radiaire.*

Les conditions écologiques autorisant le déplacement des femelles dans toutes les directions autour du gîte originel, le facteur limitant la dispersion est, dans ce cas, la puissance intrinsèque de vol de la femelle. Ce type de dispersion se rencontre :

— en toutes saisons, en zone forestière, à l'exception de la forêt secondaire dont le rôle dans le déplacement des femelles n'est pas défini à l'heure actuelle (fig. 20, secteurs I et II et fig. 13). Les zones de forêt défrichées et les plantations sont particulièrement favorables à ce type de dispersion ;

— en zone de savane guinéenne, durant la saison humide, et ceci, comme nous l'avons vu, très rapidement après les premières pluies (fig. 20, secteur III et fig. 14, A) ;

— en zone de savane soudanienne durant la saison humide, mais beaucoup plus rarement, étant donné la moindre amplitude des phénomènes climatologiques (nébulosité, hygrométrie) dans cette région bioclimatique.

2° *Aire de dispersion linéaire.*

Ce type de dispersion est conditionné par les facteurs suivants :

— facteurs climatologiques (humidité, pluies, nébulosité), ne permettant pas le déplacement ;

— végétation assurant une protection continue.

Les facteurs extrinsèques sont, dans ce cas, limitants.

Ce type de dispersion se rencontre :

— en zone de savane soudanienne, durant la saison sèche et la saison des pluies, les conditions écologiques permettant le déplacement radiaire étant très rarement réunies (fig. 20, secteur V et VI) ;

— en zone de savane guinéenne durant la saison sèche (fig. 20, secteur IV, fig. 14 B).

(1) Certaines des observations citées en référence, tant en ce qui concerne les Culicidae que les Simuliidae, permettent cependant de penser qu'il ne faut pas, en ce qui concerne *S. damnosum*, rejeter absolument toute idée de migration.

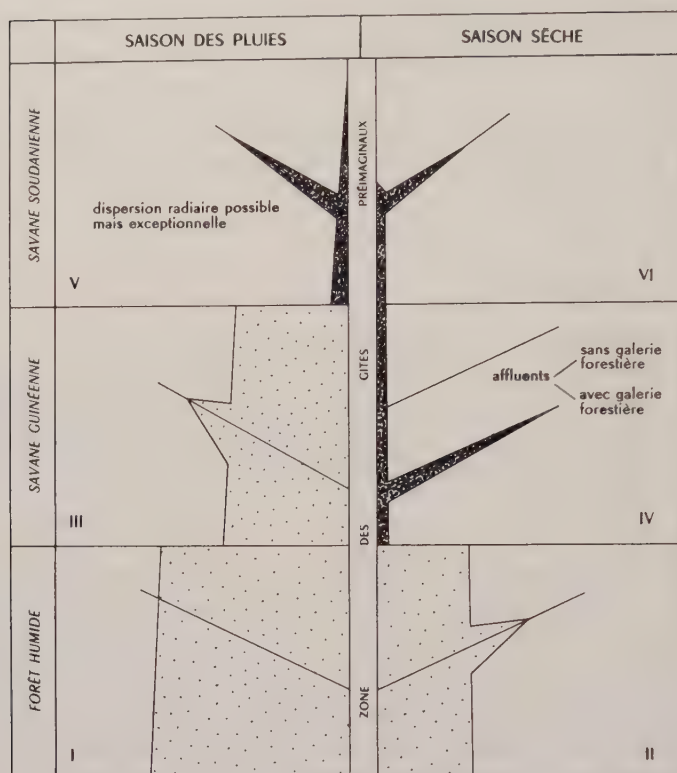


Fig. 20. — Variations de l'aire de dispersion des femelles de *S. damnosum* en fonction de la zone bioclimatique et de la saison.

Nous verrons que ces variations de l'aire de dispersion des femelles de *S. damnosum* autour de leur gîte originel ont une influence essentielle sur l'épidémiologie de l'Onchocercose.

La possession de l'ensemble des données concernant la dispersion des femelles de *S. damnosum* nous permet en outre de préciser certaines modalités de cette dispersion.

B. Problèmes annexes.

1° Absence de femelles en certains points de leur aire de dispersion.

En ce qui concerne le hiatus que l'on observe parfois dans la répartition des femelles à l'intérieur de leur aire de dispersion, nous avons été amené à effectuer l'observation suivante :

Nous avons pu voir que la Lobi, affluent de la Comoë (fig. 3 et 14), ne comporte pas, sur son cours, de gîtes préimaginaux à *S. damnosum* et que les femelles capturées au pont de la Lobi proviennent nécessairement des gîtes de la Comoë (voir également chap. III : longévité, p. 117).

Le cours d'eau, entre ce pont et son confluent avec la Comoë, traverse une région inhabitée, sans piste d'aucune sorte et très peu fréquentée par les populations des villages avoisinants.

Nous avons placé, à différentes reprises, des équipes de capture entre le pont de la Lobi et son confluent avec la Comoë (points E et F, fig. 14 B) ; les résultats suivants ont été obtenus :

— les captures effectuées au confluent, à proximité immédiate des gîtes, sont très importantes (fig. 16, courbe A) ;

— les captures effectuées au pont, c'est-à-dire à 8 km du gîte le plus proche, sont de moindre importance mais suivent exactement, nous l'avons vu, celles du confluent (fig. 16, courbe B) ;

— entre ces deux points, en E et en F, il ne nous a jamais été possible de récolter plus de 4 femelles par journée de capture ; or, nous avons la preuve, qu'au moins en saison sèche, les femelles empruntent la galerie forestière pour se rendre des gîtes au point de capture du pont de la Lobi. Signalons que cette observation semble en contradiction avec celle de CROSSKEY (1955) qui ne trouve pas de différence appréciable dans les captures effectuées en différents points en contact ou non avec les populations humaines.

Nous pouvons cependant conclure de cette observation qu'il est impossible d'admettre qu'une capture négative en un point donné signifie obligatoirement que les femelles en soient absentes.

En ce qui concerne le cas particulier des zones forestières, les estimations de LEWIS (1958a et 1960a, b et c) ainsi que nos observations personnelles concernant l'absence de femelles en certains points de notre zone forestière, ne nous permettent donc pas de conclure que ce type de végétation constitue un obstacle au déplacement des femelles de *S. damnosum*.

2° Déplacement diurne.

Étant donné leur taille, l'observation directe des femelles en vol est, nous l'avons vu, absolument impossible. Il nous a cependant paru intéressant de savoir si la femelle peut se déplacer à tout moment du jour ou de la nuit, ou s'il existe également, concernant ce facteur, une périodicité journalière.

Nous avons mentionné ci-dessus que les femelles de *S. damnosum* étaient absentes du village de Sidi durant la saison sèche (fig. 14 B et 17 B). Or, étant donné les conditions hygrométriques nocturnes (plus de 80 % d'humidité relative dans les conditions locales) suffisantes à elles seules pour permettre le déplacement des femelles, nous aurions dû, en admettant le principe du vol nocturne, obtenir en ce point, des captures positives durant la saison sèche ; signalons que ce village présente des îlots de galerie forestière, séparés certes de ceux du gîte originel, mais permettant le repos des femelles avant piqure.

Les observations effectuées dans cette région peuvent d'ailleurs s'appliquer à toute la zone de savane dans laquelle les conditions hygrométriques nocturnes qui permettent toute l'année le déplacement des femelles ne sont pas compatibles avec les variations saisonnières considérables enregistrées dans l'aire de dispersion de celles-ci. Cette situation nous permet de conclure au seul déplacement diurne des femelles de *S. damnosum*.

3° Retour des femelles au gîte originel.

De nombreux auteurs admettent, du moins tacitement, le retour à leur gîte originel des femelles ayant effectué une dispersion.

Ainsi, WANSON et coll. (1949), écrivent : « La femelle gorgée regagne en une journée

les lieux de ponte pour s'immobiliser et mûrir ses œufs. » La question se pose de savoir dans quelles conditions a été effectuée cette dernière observation et quels sont les critères qui ont permis à ces auteurs de conclure avec une si belle assurance. En effet, une telle prise de position consisterait à admettre qu'il n'existe aucune variation possible dans l'aire de répartition de l'espèce et dans la création de gîtes nouveaux. Or, nous avons pu observer, à de nombreuses reprises, le peuplement très rapide, dans certains cas presque immédiat, des gîtes nouvellement formés :

— gîtes artificiels : barrages récemment construits et mis en eau (OVAZZA et BALAY, communications personnelles) ;

— gîtes naturels : création chaque année de gîtes de saison des pluies sur les cours d'eau secondaires ; réinfestation de gîtes supprimés par traitement insecticide. Il est bien évident que ce peuplement n'a pu être effectué que par des femelles provenant de gîtes déjà existants, et que ces femelles ne sont pas retournées, du moins en ce qui concerne cette ponte, à leur gîte originel.

Il est donc vraisemblable que la femelle ayant pris son repas sanguin à une certaine distance de son gîte originel cherche, sur place, des conditions favorables à l'oviposition :

— dans le cas d'une dispersion radiaire, les chances de retour au gîte originel ne peuvent donc constituer que l'exception. En effet, les femelles ayant la possibilité de se déplacer dans n'importe quelle direction, ce retour relève du pur hasard, à moins d'admettre que les femelles s'orientent d'une manière quelconque ;

— dans le cas d'une dispersion linéaire, par contre, la femelle étant en quelque sorte orientée par le « tunnel » que constitue la galerie forestière, les chances de retour au gîte originel sont, de toute évidence, considérablement accrues.

Nous admettons donc, étant donné les variations observées dans la répartition des populations (variations de l'aire de répartition de l'espèce, peuplement de gîtes potentiels nouvellement créés), que le retour de la femelle de *S. damnosum* à son gîte originel ne peut constituer qu'un cas particulier du déplacement erratique de l'individu cherchant un lieu favorable à l'oviposition.

4° *Processus de déplacement.*

Étant donné le rôle important que jouent, dans la dispersion des femelles, les galeries forestières bordant les cours d'eau de savane, nous estimons que le déplacement de celles-ci doit s'effectuer à l'intérieur des galeries. Dans le cas contraire, il semble en effet difficile d'expliquer la différence que nous avons pu observer dans les courbes de captures du pont de la Lobi et de Sidi, différence qui a été analysée ci-dessus.

Cette estimation, qui confirme les constatations de WANSON (1950) sur *S. damnosum* et de WILLIAMS (1949) sur le vol des imagos de *Pieris brassicae*, nous permet de penser, malgré l'absence d'observations directes, que le vol des femelles de *S. damnosum*, non influencé par le vent, s'effectue vraisemblablement à faible distance du substratum.

5° *Détermination du déplacement.*

Il ressort également de ces observations que, si les facteurs extrinsèques ont une influence sur le déplacement de la femelle de *S. damnosum*, ils ne jouent cependant qu'un rôle passif, en limitant celui-ci. Quels sont donc les facteurs actifs qui déterminent ce phénomène ?

— les besoins végétatifs ne sont pas en cause puisque la dispersion apparaît même en des points où les conditions sont excellentes : gîte favorable, possibilité de repas sanguin sur place, fécondation déjà effectuée dans la grande majorité des cas¹ ;

— la pullulation sur le gîte, facteur déterminant chez certains Insectes, ne peut être également retenue : en effet, en saison de repeuplement des gîtes potentiels, et avant que ces gîtes n'atteignent leur population maxima, il est possible d'observer une dispersion des individus lorsque les conditions extrinsèques s'y prêtent. Cette dispersion est donc un phénomène relevant des facteurs intrinsèques qui sortent du cadre de notre travail écologique.

Nous nous contenterons donc de répéter ici, avec SCHNEIDER (1962) : « ... mobility, an inborn tendency for active displacement » et avec JOHNSON (1954) : « There is a period when the very young alate at least, have an almost irrepressible urge to flight. »

Du point de vue de la dynamique des populations, on peut estimer que cette dispersion ne joue pas, chez *S. damnosum*, le rôle important que REMAUDIÈRE (1947) attribue aux migrations de *Locusta migratoria* L. En effet, la proportion de femelles ne quittant pas le gîte originel reste, dans une dispersion, amplement suffisante pour assurer le peuplement de celui-ci.

V. CONCLUSION

En conclusion, nous donnerons ici une définition de la dispersion telle qu'elle apparaît chez les femelles de *S. damnosum* : la dispersion est un phénomène provoqué par certains facteurs intrinsèques, indépendants des besoins végétatifs. Ces facteurs incitent les individus à s'éloigner de leur gîte originel et à se répartir activement à l'intérieur des limites créées par les facteurs écologiques extrinsèques, qui interviennent par conséquent passivement. Si ces limites sont suffisamment écartées, la capacité de vol (facteur intrinsèque) constitue le facteur limitant cette aire de dispersion. Si ces limites sont resserrées, la dispersion se heurte aux barrières écologiques et les facteurs extrinsèques deviennent alors limitants.

DEUXIÈME PARTIE

Dynamique des populations

La dynamique des populations est sous l'influence de deux séries de facteurs :

— les facteurs intrinsèques, propres aux individus composant ces populations. Il s'agit principalement :

— de la fécondité des femelles, que nous avons développée à l'issue du paragraphe consacré au cycle gonotrophique et dont nous avons montré qu'elle ne constituait

(1) Cependant, la réapparition des besoins végétatifs après leur inhibition durant le vol, tel que l'écrit JOHNSON (1954), pourrait expliquer la concentration des femelles en certains points privilégiés tel que le pont de la Lobi mentionné ci-dessus.

pas un facteur susceptible d'influencer l'importance des populations (chap. II : fécondité des femelles, p. 52) ;

— de la longévité des différentes formes.

Aucune donnée précise n'existant actuellement dans la littérature concernant la durée de vie des formes préimaginales dans les conditions naturelles, ainsi que les variations de cette longévité, nous ne traiterons ici que la longévité des imagos.

— les facteurs extrinsèques :

— climatologie, hydrologie, présence de gîtes potentiels, etc.

Nous allons donc présenter successivement ces deux séries de facteurs.

FACTEURS INTRINSÈQUES : LONGÉVITÉ DES IMAGOS

I. GÉNÉRALITÉS

A. Rappel bibliographique.

La longévité des Insectes ainsi que les facteurs qui la conditionnent ont fait l'objet de nombreuses études et sont actuellement bien connus. En ce qui concerne les Diptères hématophages, ce sont les Culicidae, très répandus à travers le monde et vecteurs de maladies importantes et nombreuses, qui ont naturellement provoqué les premières recherches.

SINTON et SHUTE (1938), dans un article consacré au rôle des Moustiques dans la transmission du Paludisme, exposent les différents facteurs qui peuvent influencer la longévité des femelles : ils séparent les facteurs intrinsèques (longévité en fonction de l'espèce, métabolisme, etc.) des facteurs extrinsèques (influence des facteurs climatologiques, du parasitisme).

L'influence des facteurs intrinsèques ne semble pas, par la suite, avoir fait l'objet d'études particulières. Par contre, les facteurs extrinsèques qui influent sur la durée de vie des femelles de Diptères hématophages sont mieux connus, de nombreux travaux ayant été effectués sur les facteurs abiotiques (climatologie) et biotiques (parasitisme).

Nous présenterons donc successivement, pour les Culicidae, les Glossininae et les Simuliidae, les références se rapportant à chacun de ces facteurs.

1° *Culicidae*.

a) Facteurs climatologiques.

RUSSEL et RAO (1942) effectuent une enquête très complète et très intéressante sur *Anopheles culicifacies* Giles et établissent une corrélation très nette entre les facteurs climatologiques et la longévité des femelles de cette espèce : plus l'humidité relative est élevée, plus la longévité est importante. Cependant, MEHTA (1934, in RUSSEL et RAO, 1942), avait observé qu'une humidité trop importante est très nettement défavorable à la durée de vie.

PAL (1943), pour la même espèce, constate qu'une humidité très élevée (humidité relative : 95-100 %) n'est pas défavorable à basse température.

BATES (1949) a, une fois encore, le grand mérite de reprendre toutes ces observations et de les appliquer à la classification de SINTON et SHUTE ci-dessus mentionnée : il précise que la longévité est un caractère propre à chaque espèce et soumise à l'influence primaire ou secondaire des facteurs extrinsèques : « In general, with mosquitoes, the higher the humidity, the longer the survival, but in many cases at least this does not apply with very high relative humidity. » L'auteur ajoute : « It is my impression... that the chief limiting factors in adults survival are probably climatic. »

Ces différentes expérimentations ont été effectuées par contrôle direct de populations de moustiques en captivité. Cette captivité est parfois toute relative, puisque RUSSEL et RAO (*loc. cit.*) utilisaient une immense cage située dans les conditions se rapprochant le plus possible des conditions naturelles. Cependant, étant donné que certains facteurs tels que le déplacement des femelles ou la présence de prédateurs sont éliminés, il est difficile d'établir une comparaison entre les populations captives et les populations vivant dans les conditions de la nature. Afin de pallier, dans une certaine mesure, le caractère artificiel de ces expérimentations, de nombreux chercheurs ont utilisé par la suite les méthodes de marquage par colorant ou radio-éléments dont nous avons donné ci-dessus un bref aperçu (chap. III : dispersion, p. 78). Nous ne citerons évidemment pas toutes les observations effectuées (voir BRUCE-CHWATT, 1956 et ROULE, 1963), mais signalons que cette méthode d'investigation se heurte généralement à la même difficulté que nous avons mentionnée pour la dispersion, à savoir la recapture des individus marqués.

En outre, GILLIES (1962), souligne une difficulté supplémentaire : les moustiques utilisés pour le marquage, élevés artificiellement, semblent présenter une longévité différente, plus faible que la normale, ce qui limiterait dans une certaine mesure l'emploi de cette méthode. De nombreux résultats ont néanmoins été obtenus pour plusieurs espèces de moustiques : des femelles d'*Aedes aegypti* ont été recapturées 28 jours après le marquage (BRUCE-CHWATT, 1956) et GILLIES (1962) a pu recapturer les femelles d'*A. gambiae* jusqu'au 23^e jour après le début de l'expérimentation.

Enfin, l'étude de la longévité d'un individu, donc de l'âge moyen d'une population, s'est vue, du moins pour certaines espèces de Culicidae, considérablement simplifiée par les méthodes de détermination de l'âge physiologique des femelles, méthodes mises au point par l'école soviétique (BEKLEMISHEV, POLOVODOVA, DETINOVA, etc. : cf. chap. II : âge physiologique, p. 22). Grâce à ces techniques, il est maintenant facile d'évaluer l'âge d'une femelle en fonction de la date du premier repas sanguin, de la durée de chaque cycle gonotrophique, et du nombre de pontes effectuées.

Depuis lors, et surtout depuis que les travaux russes ont été connus des chercheurs occidentaux, de nombreuses études ont été entreprises, notamment sur *A. gambiae*. Ces travaux, auxquels GILLIES et WILKES (1963) ont consacré une revue synthétique, portent, soit sur les observations s'appliquant à des populations témoins au cours des campagnes insecticides (HAMON et coll., 1961 ; GILLIES, 1955), soit sur des populations résiduelles après traitement (GRUCHET, 1962).

Cependant, étant donné qu'il est difficile de connaître avec exactitude le nombre de pontes effectuées par les femelles de Moustiques de la région éthiopienne, différentes méthodes d'évaluation mathématique ont été mises au point afin de déterminer l'âge moyen d'une population par simple analyse de la proportion de femelles nullipares et pares composant celle-ci (méthode de Coz et coll., 1961, entre autres).

b) Parasitisme.

Rappelons brièvement ici que le parasitisme par *Plasmodium* n'affecte aucunement la longévité des Insectes vecteurs (SINTON et SHUTE, 1938). Par contre, en ce qui concerne les parasites tels que les filaires, WHARTON et JACKOWSKI (1956) ont eu la possibilité d'observer que la suppression de l'endémie filarienne (filariose à bancroft) se traduit par un accroissement des populations culicidiennes des îles Samoa ; les auteurs en concluent que cet accroissement est dû à la longévité plus grande des moustiques non parasités.

c) Longévité du mâle.

Très peu d'observations ont pu être effectuées concernant la longévité des mâles de Culicidae. HERMS (1939) et MAYNE (1922) (les deux références in RUSSEL et RAO, 1942) constatent chez plusieurs espèces et notamment chez *A. pseudopunctipennis* et *A. punctipennis* une vie plus courte du mâle. RUSSEL et RAO (1942) sur *A. culicifacies* notent que la femelle vit de 8 à 34 jours alors que le mâle ne dépasse jamais 8 jours. JENKINS et HASSET (1951), pour *A. communis* observent également une durée de vie plus longue de la femelle et BRUCE-CHWATT (1956) écrit : « The survival of males is only a fraction of that of females. »

2° Glossininae.

Peu d'observations sont à signaler, à l'exception de celles de JACKSON (1941) ; cet auteur, par marquage d'une population de *Glossina morsilans* Westw., a donné les résultats suivants :

— l'auteur retrouve la même corrélation que précédemment entre la longévité et les facteurs climatologiques, une humidité élevée favorisant la longévité ;

— la femelle vit vraisemblablement plus longtemps que le mâle ; on constate pour celui-ci une vie moyenne de deux semaines en saison sèche et de quatre semaines en saison des pluies.

3° Simuliidae.

Aucune relation n'a été établie par les auteurs entre la longévité des femelles et les facteurs climatologiques.

a) Résultats globaux.

Des observations effectuées à partir d'espèces néarctiques, nous ne citerons que celles de BENNETT (1963) sur *S. rugglesi*.

Cette excellente étude a porté sur une population de femelles admises à se nourrir librement, dans leur biotope habituel, sur des canards ayant reçu une série d'injections de ³²P. Cette expérimentation a permis de déterminer :

— la durée du cycle gonotrophique dans les conditions naturelles ;

— par recapture des femelles marquées, l'étude de l'âge absolu de celles-ci : une durée de vie de 28 jours, correspondant à 4-6 cycles gonotrophiques, a pu être mise en évidence (cf. chap. II : cycle gonotrophique, p. 46).

En ce qui concerne plus particulièrement les vecteurs de l'Onchocercose, nous étudierons tout d'abord les espèces néotropicales.

DALMAT (1952), particularise par coloration à l'aniline un grand nombre de femelles des trois espèces vectrices américaines : *S. ochraceum*, *S. metallicum* et *S. callidum* ; la recapture de ces femelles s'échelonne jusqu'au 85^e jour après le marquage, ceci ne tenant pas compte de la vie antérieure au marquage et postérieure à la recapture. L'examen plus approfondi des résultats montre que, malgré cette longévité très importante, la grande majorité des recaptures s'effectue dans le premier mois après le marquage et que par la suite seul un nombre très faible d'individus peut être récupéré. Ceci prouve cependant que ces différentes espèces possèdent un potentiel de survie très élevé.

LEWIS et IBÁÑEZ (1962), en se fondant uniquement sur des pourcentages de femelles paires et nullipares capturées, accordent à *S. exiguum*, au Vénézuëla, une durée de vie importante, ceci, précisent les auteurs, malgré la petite taille des femelles de cette espèce.

En ce qui concerne plus particulièrement les espèces éthiopiennes, il n'existe à l'heure actuelle aucune information sur *S. neavei*. Pour *S. damnosum*, peu d'observations ont pu être effectuées, si l'on excepte les expériences de survie au laboratoire qui ne constituent pas, à proprement parler, des observations de longévité.

WANSON (1950, p. 690) écrit : « La longévité de la femelle semble pouvoir être approximativement fixée à 3 semaines. » Une fois encore on peut se poser la question de savoir par quelle expérimentation a pu être obtenu ce chiffre présenté, il est vrai, d'une manière on ne peut plus prudente.

LEWIS (1953), au Soudan anglo-égyptien, estime la longévité des femelles à plusieurs semaines, sans avoir toutefois la possibilité de donner une précision plus grande.

— Nombre de cycles gonotrophiques :

En ce qui concerne le nombre de cycles gonotrophiques effectués par les femelles de Simuliidae, tous les résultats obtenus par l'école soviétique sur des espèces paléarctiques apparaissent dans le travail de DETINOVA et BELTYUKOVA (1958). Ces femelles ont la possibilité d'effectuer plusieurs cycles successifs : deux pour la plupart des auteurs, mais quelquefois cinq.

L. DAVIES (1961, p. 1134) montre qu'il peut exister trois cycles successifs chez *P. mixtum*.

Pour *S. damnosum*, WANSON et LEBIED (1948), affirment la possibilité de deux cycles successifs et la probabilité d'un troisième cycle, ce dernier n'étant d'ailleurs fondé que sur la présence d'un troisième oocyte dans l'ovariole.

De plus, LEWIS (1958 a) écrit : « It is presumed that in a late stage of the second gonotrophic cycle, the follicles of a future fourth cycle appear and that the germarium continues to produce fresh oocytes, with the result that the number of gonotrophic cycles is limited only by the length of the fly's life and the opportunities which it has of sucking blood. »

b) Parasitisme.

DALMAT et GIBSON (1952) effectuent au Guatemala une enquête identique à celle que nous avons mentionnée ci-dessus (DALMAT, 1952) mais considèrent uniquement la longévité en rapport avec l'infestation des femelles par *O. volvulus*. Il semble, d'après les auteurs, que l'infestation diminue la longévité des femelles parasitées. En outre, des élevages au laboratoire de femelles infestées et non infestées confirment les premières observations effectuées dans les conditions naturelles.

Les observations de DUKE (1962), effectuées sur *S. damnosum* au Cameroun, montrent également que les femelles très fortement parasitées par *O. volvulus* ont une longévité légèrement diminuée.

c) Longévité du mâle.

Aucune observation n'a été effectuée concernant la longévité des mâles de Simuliidae.

B. Synthèse des résultats.

En conclusion de cette longue revue bibliographique, nous pouvons faire ressortir les points suivants :

1° Facteurs influençant la longévité.

— La longévité des femelles de Diptères hématophages est fonction des facteurs intrinsèques propres à chaque espèce, et sur lesquels nous n'avons aucune donnée précise.

— Cette longévité est, par ailleurs, soumise à l'influence des facteurs extrinsèques :

— Facteurs climatologiques : la température et surtout l'humidité influencent la longévité des femelles. Les auteurs s'accordent pour conclure que plus l'humidité est élevée, plus la longévité est importante, en formulant toutefois une réserve pour les degrés d'humidité relative très élevés.

— Parasitisme : le parasitisme subi par la femelle présente pour notre étude un intérêt majeur.

Nous avons vu que l'infection des femelles de Culicidae par *Plasmodium* n'influence pas leur longévité.

Par contre, pour les infestations par Nématodes, les observations de WHARTON et coll. (1950) pour les Culicidae, de DALMAT et coll. (1952) et de DUKE (1962) pour les Simuliidae, concordent et nous permettent de considérer que l'influence de ces parasites sur la durée de vie de la femelle n'est pas à négliger, du moins sur le plan épidémiologique.

2° Évolution des techniques d'étude.

Cette revue nous a permis de suivre l'évolution des techniques d'étude :

a) Étude des populations au laboratoire en se rapprochant le plus possible des conditions naturelles, et observations concernant l'influence des facteurs extrinsèques (climatologiques).

b) Étude dans les conditions de la nature, par marquage et recapture de femelles colorées ou marquées aux radioéléments, la technique la plus élégante et la plus rationnelle consistant à marquer la — ou les — sources de nourriture (BENNETT, 1963), ce qui élimine en partie les causes d'erreurs mentionnées par GILLIES (1962).

c) A la suite des possibilités de détermination de l'âge physiologique mises au point par l'école soviétique et par LEWIS (1957) en ce qui concerne *S. damnosum*, une nouvelle tendance consiste à établir l'âge moyen des populations étudiées à partir des données suivantes : durée de chaque cycle dans les conditions naturelles, proportion de femelles nullipares et pares dans les populations en équilibre (Coz et coll., 1961).

3° Longévité des mâles.

Nous résumerons les différentes observations effectuées par cette phrase de BATES (1949) : « All authors are in agreement that the life span of the males of a given species is much shorter than that of the females. »

II. OBSERVATIONS PERSONNELLES

A. Méthodes d'étude.

Nos observations et évaluations ont été effectuées à l'aide des deux méthodes suivantes :

- 1° Épandages larvicides.
- 2° Calcul du taux de survie.

1° *Épandages larvicides.*

Le principe général de ces épandages a été exposé dans le premier chapitre de ce travail. L'application de cette technique à l'étude de la longévité des femelles composant une population est basée sur le principe suivant :

a) Principe : avant le premier épandage, un repérage sommaire (densité approximative, âge des larves, présence et quantité approximative de nymphes) est effectué sur une population larvaire peuplant un type de support donné. La disparition de cette population nous permettra de préciser, le cas échéant, la date de passage de la solution larvicide. Simultanément, des captures et dissections de femelles sont entreprises quotidiennement et ceci jusqu'à épuisement de la population ; ces examens sont effectués près du gîte préimaginal traité et, si possible, en différents points situés à distance de ce gîte. Ces captures et dissections nous permettent :

1° de constater les modalités de disparition de la population imaginale, celle-ci n'étant plus alimentée par les femelles nouvellement écloses ;

2° de suivre la disparition des femelles de différentes couches d'âge (nullipares puis pares) et de préciser le temps écoulé entre l'éclosion d'une femelle et son premier repas sanguin ;

3° connaissant la durée de chaque cycle gonotrophique et la variation de cette durée en fonction de l'âge, de déterminer, faute d'examen direct, le nombre moyen de cycles gonotrophiques effectués par les femelles dans les conditions de l'expérimentation.

b) Critique de la méthode : l'utilisation des insecticides en ce qui concerne l'étude des phénomènes biologiques et écologiques est toujours dangereuse et susceptible, en provoquant des variations insoupçonnées, d'arriver à des résultats erronés. Les critiques que l'on pourrait être amené à formuler concernant l'emploi de cette technique ne sont cependant pas justifiées ici : nous utilisons en effet une solution larvicide qui a pour but de détruire totalement et uniquement les populations préimaginales et non pas imaginale.

Dans notre expérimentation, la population imaginale étudiée est celle qui a quitté le gîte larvaire *avant* toute application insecticide et cette population n'a de contact avec le milieu traité qu'au moment de la ponte. Celle-ci, s'effectuant en moyenne 4 à 5 jours après l'épandage, l'insecticide, qui a été emporté par le courant, n'existe plus au niveau du gîte larvaire. Les femelles ne sont donc pas susceptibles de se contaminer et notre méthode n'est pas faussée par l'introduction d'un élément étranger pouvant modifier le comportement ou la physiologie des imagoes. L'utilisation de cette technique est cependant liée à plusieurs conditions :

— Nous avons vu que les épandages sont effectués en amont du gîte à traiter. Il convient donc de tenir compte du délai de parcours de la solution larvicide entre le

point d'épandage et ce gîte. La surveillance d'une population larvaire déterminée (voir ci-dessus) est donc indispensable et, par ailleurs, très facile à réaliser.

— Les nymphes de *Simulies* ne sont pas détruites par la solution larvicide, ce qui retarde, du temps nécessaire à l'évolution nymphale, l'apparition des dernières femelles. A ce sujet, nous avons effectué les observations suivantes : lors d'un de nos traitements larvicides, nous avons pu comparer deux lots de nymphes provenant du même gîte ; — le premier lot récolté juste avant le passage de cette solution nous a donné des éclosions imaginaires selon un rythme journalier normal (majorité des éclosions en fin d'après-midi, cf. MARR, 1962) ; — par contre, un lot de nymphes récolté immédiatement après le passage de la solution (passage contrôlable puisque provoquant le détachement des larves de leurs supports) nous a permis d'observer des éclosions imaginaires incohérentes à toutes les heures de la journée. Les nymphes âgées (4^e jour de vie, en moyenne) devant éclore le jour même du passage du larvicide voient donc, dans une certaine mesure, leur éclosion accélérée. Les nymphes subsistant dans le gîte les jours suivants (1^{er}, 2^e et 3^e jour de durée de vie nymphale) éclosent par contre selon un rythme journalier normal ; ceci a pu être observé soit dans des conditions du gîte, soit à partir de nymphes récoltées et mises à éclore au laboratoire. Pendant les trois jours qui suivent l'épandage, il subsiste donc dans le gîte un nombre décroissant de nymphes. Le quatrième jour, celles-ci ont complètement disparu et tous les cocons nymphaux sont vides.

Ceci confirme les différentes observations effectuées par les auteurs :

- la population nymphale n'est pas touchée par l'insecticide ;
- si l'on observe une éclosion prématurée de nymphes, elle concerne exclusivement celles qui sont prêtes à éclore au moment de l'épandage, les nymphes plus jeunes conservant un rythme d'éclosion normal.
- Il convient également, comme nous l'ont montré nos observations (chap. III : dispersion, p. 88), de tenir compte de la dispersion des femelles et de la présence possible, sur le gîte traité, de femelles provenant d'un gîte adjacent.

Compte tenu de toutes ces précautions cette méthode permet, comme nous le verrons, d'obtenir de bons résultats concernant la longévité dans les conditions naturelles, et malgré l'emploi de l'insecticide, d'une population de femelles provenant d'un gîte donné.

Mentionnons que cette méthode est particulièrement utilisable pour *S. damnosum*, du fait de la localisation et donc du traitement relativement aisé des gîtes préimaginaux ; elle est beaucoup plus difficile à appliquer aux Insectes dont les gîtes préimaginaux sont mal localisés et parfois très nombreux, ce qui rend le traitement simultané impossible.

2^o Calcul du taux de survie.

a) Principe : l'utilisation de la méthode consistant à multiplier le nombre de cycles gonotrophiques effectués par une femelle par la durée de chacun de ces cycles afin de déterminer la durée de vie absolue de cette femelle ou l'âge moyen d'une population est, rappelons-le, inutilisable pour *S. damnosum*.

Nous avons donc utilisé la méthode de Coz et coll. (1961) qui permet de déterminer avec précision la probabilité de survie d'une population à partir des éléments suivants : — taux de femelles nullipares et pares dans une population en équilibre ; — durée de chaque cycle gonotrophique compte tenu de l'intervalle entre la ponte et le repas de sang suivant (phase 3 de BEKLEMISHEV).

b) Critique : cette méthode nécessite la détermination exacte du pourcentage de femelles nullipares dans une population, ce qui suppose un échantillonnage valable de celle-ci : captures effectuées durant toute la période d'activité des femelles, non seulement sur le gîte, mais aussi à différentes distances de celui-ci. De plus, l'expérimentation doit être effectuée à partir d'une population en équilibre. Il est en effet évident que si les captures sont faites en début ou en fin de peuplement d'un gîte, la population est déséquilibrée : le taux de femelles nullipares est important en début de peuplement, faible ou nul à la fin de celui-ci, sauf exception (cf. OVAZZA et coll., *loc. cit.*). Cette méthode implique en outre la détermination la plus exacte que possible de la durée de chaque cycle gonotrophique, cette durée variant, nous l'avons vu (chap. II : cycle gonotrophique, p. 46), avec l'âge de la femelle et les conditions climatiques. Il convient aussi de tenir compte du fait que toutes les femelles capturées ne se présentent pas obligatoirement pour prendre leur repas sanguin (D. M. DAVIES, 1952 et L. DAVIES, 1957 a). En ce qui concerne *S. damnosum*, nous n'avons pas effectué d'enquête précise concernant ce phénomène, mais le pourcentage de femelles venant effectivement piquer semble un peu supérieur à celui de 25 % qu'ont observé les auteurs précédemment cités. En effet, nos captureurs récoltaient autant que possible les femelles avant qu'elles n'aient commencé à piquer et nous trouvions cependant, dans nos examens, de 14 à 28 % de femelles gorgées.

Dans un autre ordre d'idées, et ceci constitue un facteur extrêmement important, il est possible d'envisager, à la suite de DAVIES (1957 b), une différence d'activité de piqure en fonction de l'âge : cet auteur a pu, en effet, mettre en évidence, pour *S. ornatum*, que les femelles pares piquaient plus volontiers que les femelles nullipares. A ce sujet, les calculs que nous avons pu effectuer en zone de savane guinéenne ne sont pas significatifs ($\chi^2 = 2,35$ pour 1 degré de liberté). Par contre, en zone forestière, la différence entre les deux catégories de femelles est très significative ($\chi^2 = 5,99$ pour 1 degré de liberté).

Afin de pallier toutes ces causes d'erreurs, nos différents calculs ont été effectués :

- sur des pourcentages de femelles nullipares enregistrés durant un cycle *annuel* ce qui élimine tous les déséquilibres saisonniers possibles dans un sens ou dans l'autre ;
- à partir de populations capturées près des gîtes préimaginaux et à une distance donnée de ces gîtes afin de limiter, le plus possible, les erreurs dues à la dispersion sélective des femelles de différents âges (chap. III : dispersion, p. 88) ;
- la détermination de la durée du cycle gonotrophique a été effectuée dans les conditions naturelles (chap. II : cycle gonotrophique, p. 45).

Ces deux méthodes, totalement différentes dans leurs principes, ont été utilisées, dans la mesure de nos possibilités, à l'intérieur des différentes zones bio-climatiques. Afin d'en rendre possible la comparaison, les résultats obtenus par l'intermédiaire des deux méthodes seront présentés successivement pour chacune des zones étudiées.

B. Résultats.

1° Zone de savane guinéenne.

Premier exemple : Bassin supérieur de la Comoë (fig. 14).

Épandages : le premier épandage est effectué le 8 octobre 1962 et on peut constater le passage du DDT le 9 octobre au niveau de Niéritié. Les éclosions nymphales peuvent

être observées du 9 au 12 octobre inclus. Le 13 il ne reste plus sur les supports que des cocons nymphaux vides. Des épandages successifs nous permettent par la suite de ne rencontrer aucune forme préimaginaire durant de nombreux mois. Simultanément, les captures de femelles sont entreprises, selon notre technique habituelle, en deux points de la zone :

- Niéritié, c'est-à-dire à proximité d'un des gîtes s'échelonnant sur la Comoë ;
- Pont de la Lobi, c'est-à-dire à 8 km du gîte le plus proche. Nous avons en effet mentionné que la rivière Lobi ne comporte pas de gîtes à *S. damnosum* ; cette expérimentation en constituera d'ailleurs la preuve absolue.

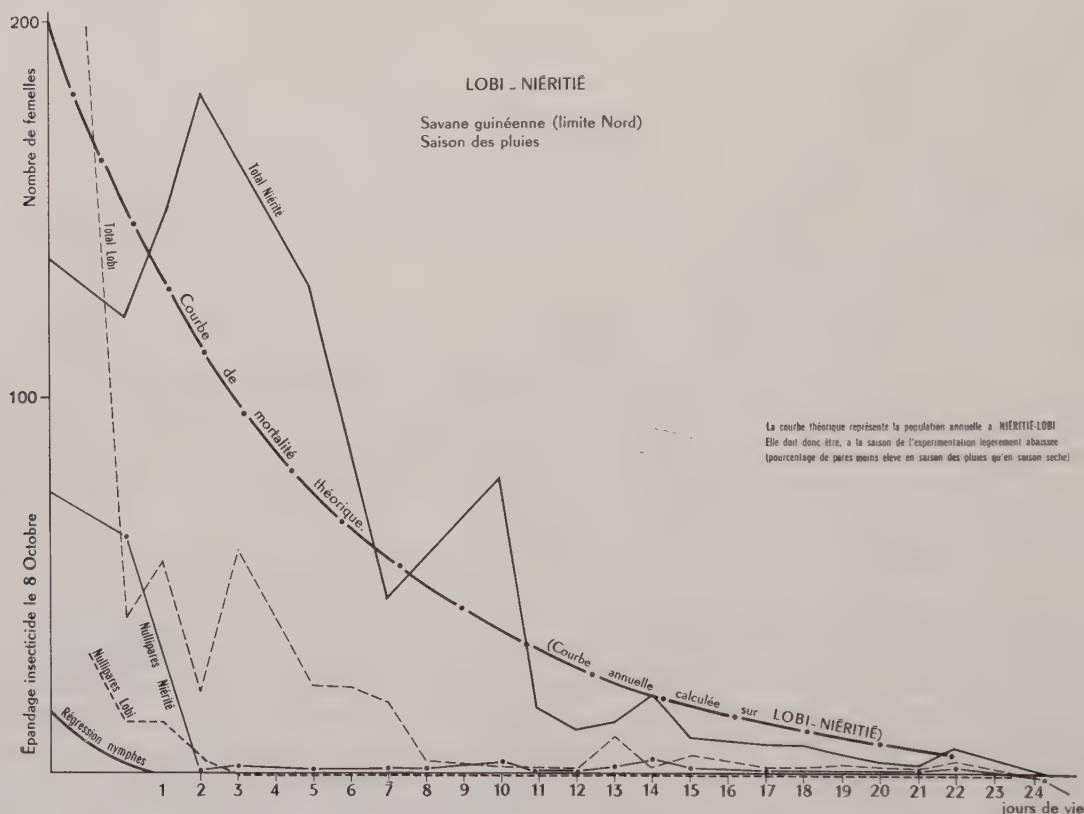


Fig. 21. — Régression des populations de femelles de *S. damnosum* après traitement des gîtes préimaginaux en savane guinéenne (limite nord) durant la saison des pluies ; comparaison avec la courbe de mortalité théorique.

Les résultats obtenus sont les suivants (fig. 21) :

Niéritié : les femelles sont capturées jusqu'au 23^e jour après la disparition des dernières nymphes ; la diminution de la population s'effectue de manière harmonieuse, si l'on excepte les variations journalières dues aux conditions climatologiques très souvent instables en cette saison. En ce qui concerne plus particulièrement les femelles nullipares, elles n'apparaissent plus dans les captures au plus tard le jour suivant l'éclosion des dernières nymphes. Ceci signifie donc que les femelles de *S. damnosum* prennent leur premier repas sanguin le jour même ou le lendemain de leur éclosion nymphale ce qui correspond aux observations de WANSON (1950, p. 716).

Pont de la Lobi : les femelles sont capturées en grand nombre les premiers jours suivant l'épandage ; par la suite, leur nombre diminue très rapidement et la population résiduelle est, à partir du 7^e jour, très peu importante. Elle ne disparaît cependant totalement que le 22^e jour après la suppression des nymphes¹. Les femelles nullipares disparaissent, comme à Niéritié, très tôt, mais il est possible de constater ici un retard d'une journée par rapport à ce premier point de capture ; étant donné le très petit nombre de femelles capturées, nous nous garderons cependant de conclure que ce retard peut être dû au délai nécessaire à la dispersion.

Nous avons mentionné ci-dessus que la courbe de régression enregistrée à la Lobi se rapprochait très rapidement de la nullité : ceci est dû au fait que le pourcentage de femelles nullipares est plus élevé loin des gîtes (chap. III : dispersion, p. 88).

Calcul du taux de survie : le pourcentage de femelles nullipares a été déterminé, ainsi que nous l'avons mentionné, sur un cycle annuel (août 1961-août 1962). Afin d'éliminer l'erreur due à la dispersion sélective des femelles en fonction de leur âge physiologique, nous avons tenu compte des résultats enregistrés à Niéritié et au Pont de la Lobi. De plus, l'expérimentation ci-dessus nous a permis de déterminer avec exactitude l'intervalle séparant l'éclosion du premier repas sanguin.

Nous avons démontré dans le chapitre précédent (p. 49) que la durée du cycle gonotrophique subissait une variation en fonction de la température et de l'âge de la femelle. Nos calculs ont été effectués en prenant comme base :

- une durée de 4 jours pour le premier cycle gonotrophique,
- une durée de 6 jours pour chacun des cycles suivants.

L'application de la méthode d'évaluation de Coz et coll. (*loc. cit.*) (voir calculs in LE BERRE et coll., 1964) nous a permis d'obtenir, pour cette région, la courbe ci-jointe (fig. 21).

Deuxième exemple : Léraba.

L'expérimentation a été effectuée durant les mois de février et mars 1964 afin d'établir une comparaison avec les résultats obtenus sur la rivière Comoë.

Épandages : le premier épandage a été effectué le 10 février 1964, immédiatement en amont du gîte B (fig. 4). Le passage de l'insecticide sur ce gîte a donc été vérifié très rapidement après l'épandage. Nous avons pu enregistrer des éclosions imaginales jusqu'au 13 inclus, soit sur les supports laissés dans les conditions naturelles, soit au laboratoire.

Résultats : les captures de femelles (fig. 22) présentent au cours des premiers jours après l'épandage une diminution sensible. Cependant par la suite, ces captures ne s'annulent pas et il subsistera, longtemps après la durée de vie normalement prévue pour ces femelles, une population résiduelle oscillant autour de 100 femelles/capteur/jour. En ce qui concerne plus particulièrement les femelles nullipares, on observe le même phénomène : diminution brusque de celles-ci dans les premiers jours suivant le traitement, puis stabilisation. Simultanément, les captures effectuées à Dagoidougou, soit à 8 km du gîte le plus proche, nous ont permis de constater la diminution puis l'annulation des captures à partir du 27^e jour (fig. 22 et 18). Nous avons exposé ci-dessus (Dispersion) les raisons de cette différence entre les deux points de capture.

(1) Cette disparition absolue de femelles au pont de la Lobi, portant sur de nombreux mois après le premier épandage constitue la preuve que la rivière Lobi ne comporte pas de gîtes préimaginaux à *S. damnosum*. En effet, cette rivière n'a pas subi de traitement larvicide et, si les gîtes avaient existé le long de son cours, nous n'aurions pu constater cette disparition totale des femelles en ce point.

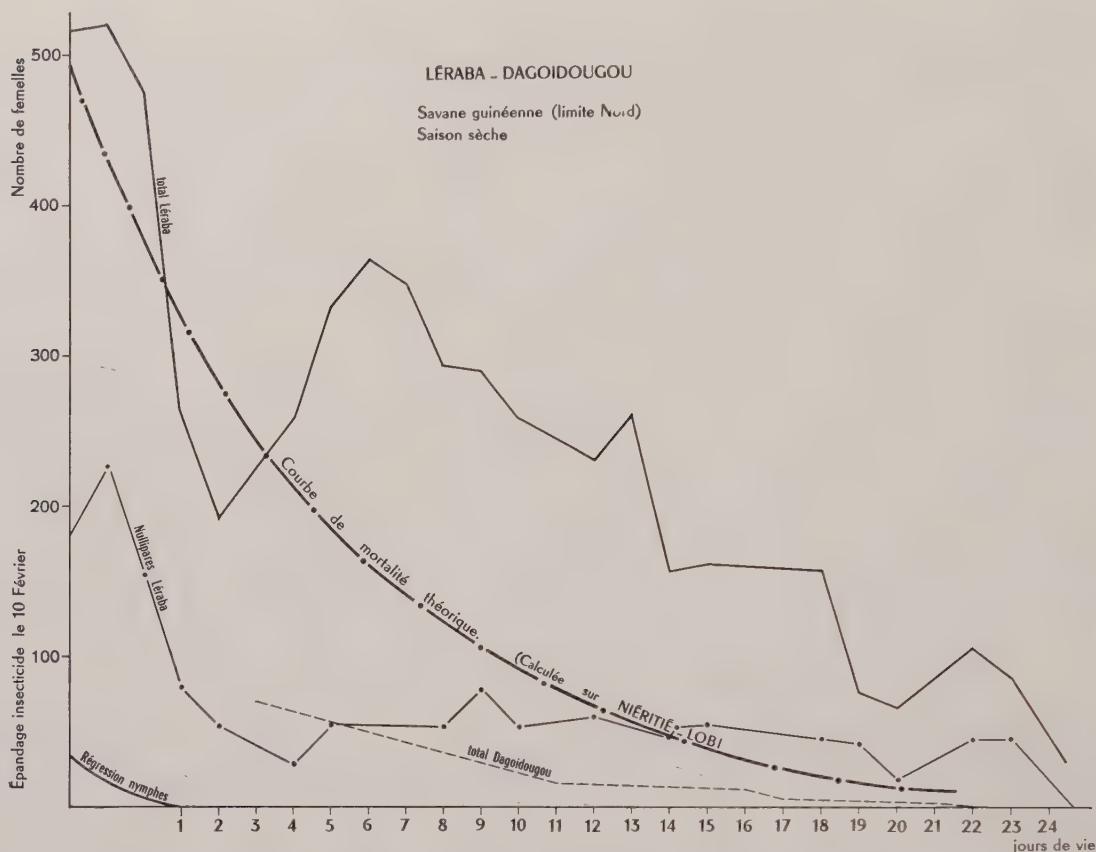


Fig. 22. — Régression des populations de femelles de *S. damnosum* après traitement des gîtes préimaginaux en savane guinéenne (limite nord) durant la saison sèche ; comparaison avec la courbe de mortalité théorique.

Les résultats obtenus sont donc faussés par la présence en B de femelles provenant du gîte A situé en amont. Il est cependant possible de faire ressortir de ces courbes les particularités suivantes :

- au gîte B, si l'on fait abstraction de la population de femelles provenant de A, l'allure générale de la courbe est identique à celle de Niéritié ;
- on observe pour ce même point une diminution de femelles nullipares comparable à celle notée à Niéritié ;
- en ce qui concerne la courbe de Dagoidougou, nous n'avons pas eu la possibilité d'effectuer des captures à intervalles rapprochés ; notons cependant que la disparition des femelles le 23^e jour après l'éclosion complète de la population nymphale est identique à ce que nous avons pu obtenir dans l'expérimentation précédente.

2^o Zone de forêt tropicale.

Exemple : Bassin du Bandama-Tiassalé (fig. 23).

Épandages : les épandages larvicides ont été effectués au mois d'avril 1964, à l'issue de notre étude annuelle dans cette zone.

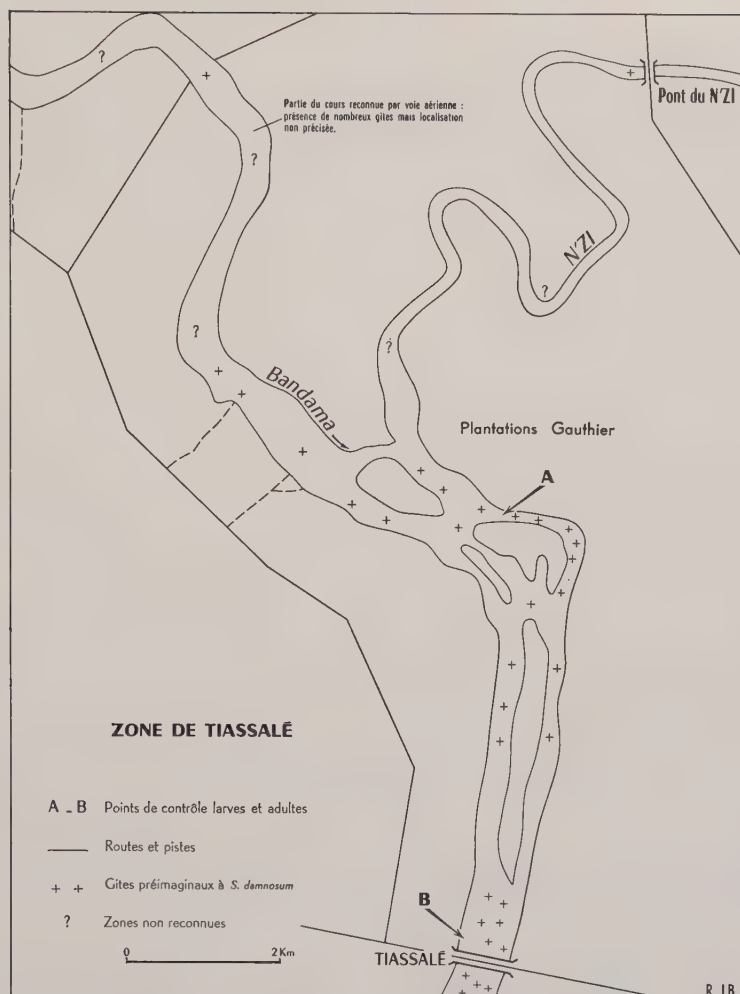


Fig. 23. — Carte de situation des gîtes préimaginaux de *S. damnosum* sur le fleuve Bandama, au niveau de Tiassalé.

Ces épandages avaient pour but : — l'étude des conditions de passage de la solution larvicide en période d'étiage du Bandama soit dans les conditions les plus défavorables ; — l'étude simultanée de la régression des populations de femelles issues de ce cours d'eau. Le premier épandage réussi a été effectué le 22 avril 1964 au pont du N'Zi : la solution larvicide passe aux chutes Gauthier (point A) le 23 avril. Les contrôles permanents portant sur les populations larvaires présentes en ce point nous permettent de constater que le larvicide, étant donné la distance du point d'épandage aux chutes (15 km), est très dilué et a, de ce fait, une action très lente sur les larves : disparition des stades larvaires jeunes (1, 2, 3, 4) puis progressivement des stades plus âgés (5, 6, 7)¹. De même que dans l'expérimentation précédente, les nymphes ne subissent pas l'action de l'insecticide et nous avons enregistré les dernières éclosions d'imagos le 26 avril. Les captures de femelles

(1) GRENIER et FÉRAUD (1960) ont démontré l'existence de 7 stades larvaires chez *S. damnosum*.

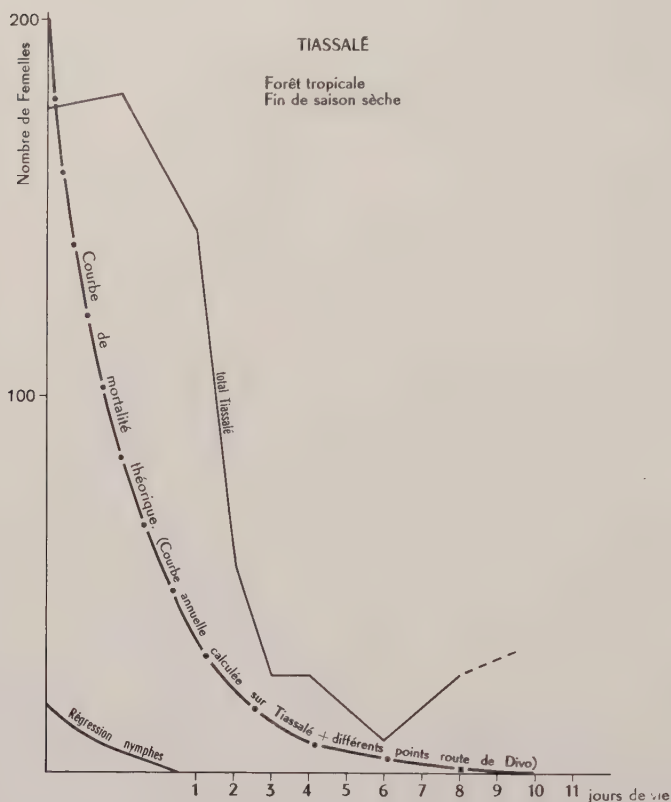


Fig. 24. — Régression des populations de femelles de *S. damnosum* après traitement des gîtes préimaginaux en forêt tropicale, fin de saison sèche ; comparaison avec la courbe de mortalité théorique.

effectuées en A nous ont permis de tracer la courbe ci-jointe (fig. 24). Nous n'avons malheureusement pu effectuer de dissections suivies de femelles, mais les captures faites peu avant l'expérimentation révélaient des taux de nullipares s'échelonnant entre 85 et 92 %.

Nous pouvons constater que la courbe de capture décroît très rapidement et ceci jusqu'au 6^e jour après la disparition des dernières nymphes. Par la suite, on observe la persistance d'une population résiduelle de femelles ; ceci est dû au fait que l'on capture en ce point des femelles provenant des gîtes situés en amont du bief traité.

Calcul du taux de survie : les mêmes précautions que dans notre exemple de Niéritié ont été prises : calcul sur une population annuelle ; correction à partir des résultats enregistrés à différentes distances de la série de gîtes. D'autre part, les mêmes paramètres (durée du cycle, etc.) ont été appliqués dans les calculs, les observations nous ayant montré que les différences de durée de cycle ne sont pas sensibles d'une zone à l'autre. La courbe obtenue (fig. 24) nous permet ici encore de constater une concordance absolue de nos résultats avec la courbe obtenue par la méthode indiquée ci-dessus : décroissance extrêmement rapide de la population résiduelle dans les 6 jours qui suivent la disparition des éclosions imaginaires.

3° Zone de savane soudanienne: Volta rouge.

Nous n'avons pas eu, dans cette zone, la possibilité d'appliquer notre méthode par traitement larvicide. Cependant, les captures et examens effectués par G. BALAY (*in* LE BERRE et coll., 1964), pendant un cycle annuel, de femelles issues du gîte de Ziou (Volta rouge), nous ont permis de calculer la probabilité de survie de celles-ci. Pour ce faire, nous avons également tenu compte de la dispersion sélective des femelles en fonction de leur âge physiologique, ceci grâce aux captures continues effectuées en

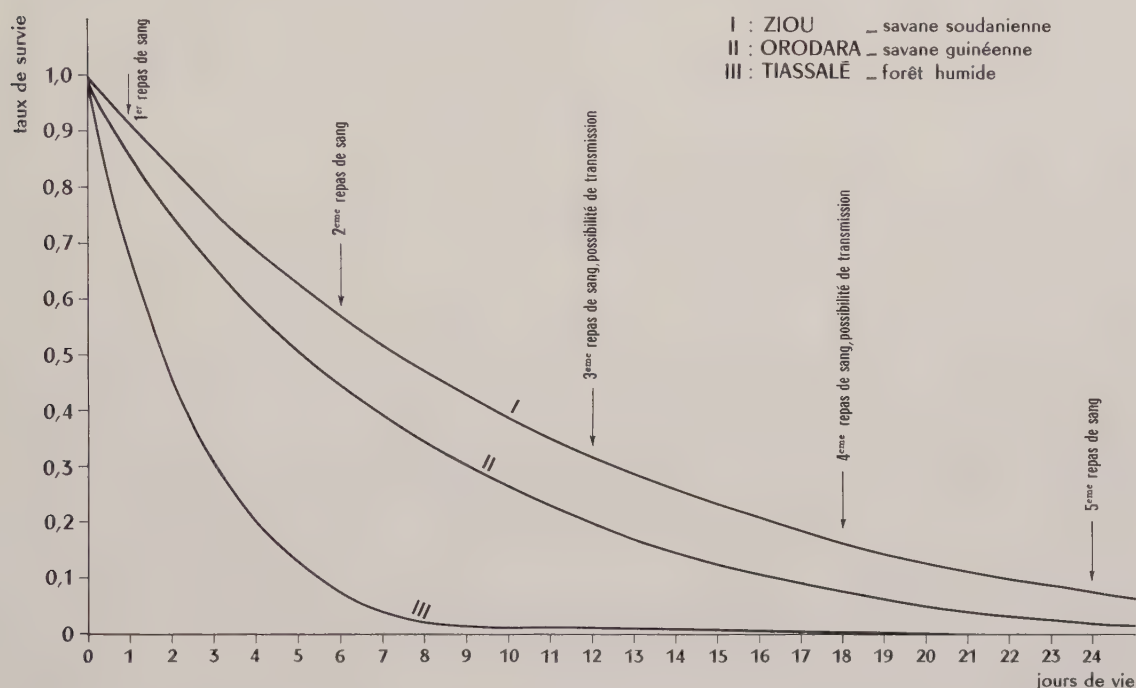


Fig. 25. — Courbe de mortalité des femelles de *S. damnosum* suivant les zones bioclimatiques.

un point situé à 6 km du gîte. La courbe de mortalité théorique est représentée ci-contre (courbe 1, fig. 25). Elle fait ressortir, en cette zone de savane sèche, une probabilité de survie plus importante que dans les exemples ci-dessus mentionnés.

4° Secteur préforestier: Bandamas rouge et blanc.

Dans cette zone de contact entre la forêt tropicale et la savane guinéenne, nous n'avons pas eu la possibilité d'effectuer d'études suivies. Une enquête rapide a été entreprise par J. BRENGUES (*in* LE BERRE et coll., 1964) à Béoumi et Zuénoula, localités situées sur le Bandama rouge et le Bandama blanc (cf. généralités, p. 13). Elle nous a cependant permis de mettre en évidence un pourcentage de femelles nullipares inférieur à ce qu'il est en zone forestière (100 à 150 km plus au sud, sur le même cours d'eau).

L'étude ayant été effectuée, faute d'autres possibilités, en période d'installation des gîtes au milieu de la saison sèche, après une interruption des gîtes de plusieurs semaines, ceci signifie que le pourcentage de femelles nullipares est plus élevé en cette période qu'il ne l'est dans une population équilibrée. On peut donc estimer que l'âge moyen des femelles de ce secteur préforestier est supérieur à celui des femelles capturées en forêt tropicale humide.

C. Fluctuations accidentelles de l'âge moyen.

En dehors des fluctuations saisonnières, l'âge moyen des populations peut subir d'importantes variations de courte période : le tableau ci-joint (fig. 26) montre qu'au pont de Guéna, après chaque crue, le pourcentage de femelles nullipares diminue considérablement, ceci étant dû au fait que la crue élimine une partie de la population préimaginale qui aurait donné naissance aux femelles nullipares de la capture suivante. Ce tableau montre également qu'un abaissement du taux de femelles nullipares se traduit, une semaine après, par un abaissement similaire du taux de femelles pares.

DATE	POURCENTAGES DE FEMELLES		DATE DES CRUES
	NULLIPARES	PARES	
1 ^{er} août	63 %	37 %	3 août
8 —	44 %	56 %	
15 —	75 %	25 %	19 août
24 —	38 %	62 %	

Fig. 26. — Pourcentage de femelles nullipares et pares de *S. damnosum* en fonction des fluctuations accidentelles du niveau de la Volta noire au pont de Guéna (août 1961).

III. DISCUSSION ET CONCLUSION

A. Longévité de la femelle.

La concordance étroite qui apparaît en chaque localité entre la courbe de régression naturelle des populations imaginale après traitement insecticide et la courbe obtenue par calcul de l'espérance de vie d'une population en équilibre est, à notre avis, remarquable. Étant donné le caractère naturel et pratiquement absolu de l'expérimentation par suppression massive de la population préimaginale, cette concordance nous permet de conclure à l'authenticité de nos résultats concernant la durée de chaque cycle dans les conditions naturelles.

1^o Longévité maxima.

En ce qui concerne la longévité des femelles, la durée maximum que nous avons observée est de 23 jours entre l'éclosion des dernières nymphes d'un gîte traité et la dernière capture d'imagos femelles. Si l'on tient compte du fait que la femelle est susceptible de vivre encore quelques jours après son dernier repas de sang, voire même d'effectuer une ponte, il est possible d'estimer à 4 semaines ou 1 mois la durée maximum de vie des femelles de *S. damnosum*. Signalons que nous faisons abstraction ici du problème d'une quiescence possible des femelles dans les zones où les rivières cessent complètement de couler (cf. OVAZZA et coll., 1965 b).

2^o Variations de cette longévité; discussion; essai d'interprétation.

Les différents exemples obtenus, soit par étude directe de la longévité, soit par calcul de la probabilité de survie, font ressortir le phénomène suivant : l'âge moyen des populations s'accroît de la zone forestière à la zone de savane soudanienne, ce qui revient à dire que plus la zone est humide plus la longévité moyenne des femelles est faible.

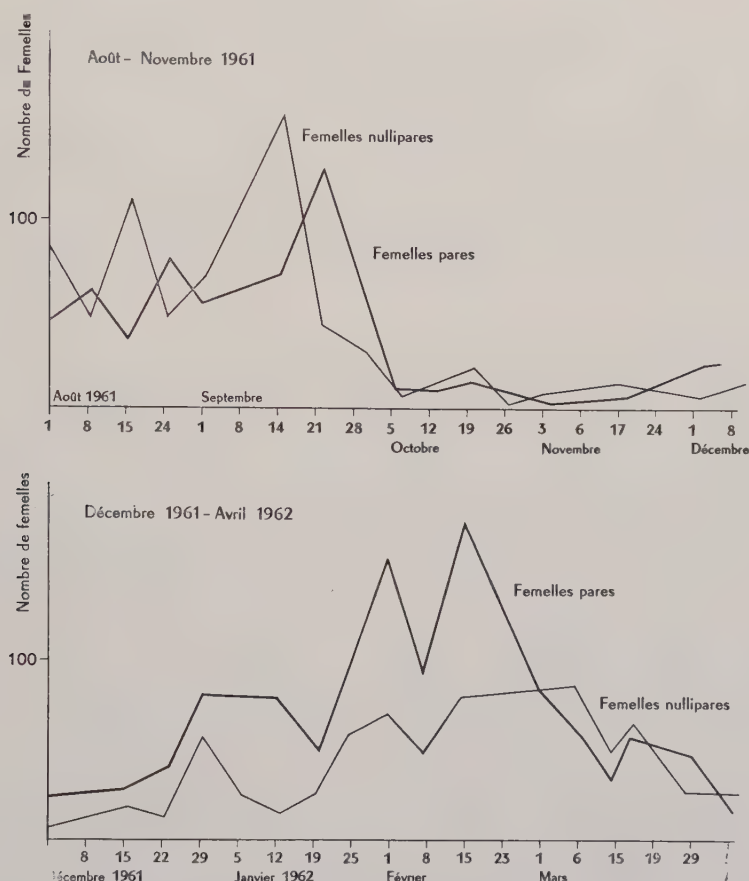


Fig. 27. — Courbe annuelle de captures de femelles nullipares et pares de *S. damnosum* au pont de Guéna (août 1961-avril 1962).

Cette constatation, qui paraît *a priori* paradoxale, se retrouve également à l'intérieur de chacune des zones : en effet, si l'on se réfère aux résultats enregistrés au pont de Guéna (fig. 27), on peut constater que, durant la saison sèche, la proportion de femelles nullipares dans les captures est nettement moins élevée qu'en saison des pluies, ceci signifiant une augmentation de l'âge moyen de la population durant la saison sèche.

Le fait qu'il existe, en zone forestière, une différence entre les pourcentages de femelles nullipares gorgées et pares gorgées (différence qui aurait pour effet d'augmenter le pourcentage de la première catégorie dans les captures sur appât humain) ne constitue pas une explication suffisante de la moindre longévité des femelles en forêt. En effet, l'erreur d'interprétation due à cette différence n'intervient pas dans notre méthode

par suppression des populations préimaginales dans les gîtes et, cependant, les résultats sont, nous l'avons vu, identiques à ceux que nous obtenons par l'emploi de la méthode de Coz et coll. Il est donc permis de conclure qu'il existe, en ce qui concerne l'âge moyen des populations, une variation dans l'espace (d'une zone bioclimatique à l'autre) et dans le temps (d'une saison à l'autre) : *la longévité des femelles est d'autant plus importante que les conditions bioclimatiques dans lesquelles vivent ces femelles semblent a priori défavorables.*

S'agit-il d'un phénomène accidentel? LEWIS (1960 b) avait également pu mettre en évidence un taux important de femelles nullipares dans ses captures effectuées au Libéria et au Cameroun, soit en deux régions très éloignées l'une de l'autre. D'autre part, une enquête rapide effectuée à Sassandra (Côte d'Ivoire; 6° O.-5° N.) nous a également permis de retrouver les mêmes proportions de femelles de différents âges.

Apparemment, ce phénomène est en contradiction absolue avec les observations effectuées sur d'autres Insectes par les auteurs précédemment cités. En effet, RUSSEL et RAO (1942), BATES (1949) en ce qui concerne les Culicidae, JACKSON (1941) pour les Glossininae constatent qu'une humidité élevée se traduit chez ces Insectes par une longévité plus grande.

Seules, les opinions de MEHTA (1934, *in* RUSSEL et RAO, 1942) et de PAL (1943) semblent en rapport avec nos observations personnelles : ces deux auteurs mentionnent, rappelons-le, qu'une humidité trop importante peut se traduire par une moindre longévité. Cependant, ils ajoutent que c'est une humidité moyenne qui est la plus favorable alors que dans le cas de *S. damnosum* ce sont apparemment les conditions d'hygrométrie les plus basses qui déterminent la plus grande longévité.

Quels sont les facteurs autres que ce facteur climatologique qui pourraient être susceptibles d'influencer la longévité des femelles de *S. damnosum* et, par leurs variations, d'expliquer nos résultats contradictoires avec les observations classiques?

a) Différenciation spécifique : si l'on a pu, ces dernières années diviser *Prosimulium hirtipes* Fries en plusieurs espèces jumelles sympatriques, aucune différenciation de cet ordre n'a pu être effectuée à l'heure actuelle pour *S. damnosum* : malgré les très nombreuses observations concernant la morphologie de cette espèce, à quelque stade d'évolution que ce soit (larves, nymphes, imagos) aucune variation importante n'a jamais pu être mise en évidence dans les populations des différentes zones bioclimatiques. Seule une observation de MARR et LEWIS (1963) fait état d'une légère variation de coloration des antennes de la femelle en fonction de la saison ; nous avons pu observer également une telle variation mais il ne peut s'agir ici que d'un phénomène de faible intérêt comme l'on en trouve par ailleurs de très nombreux exemples dans la littérature.

En outre, ce phénomène de variation de la longévité semble graduel (voir fig. 25) et s'échelonne depuis les zones forestières jusqu'aux zones de savane sèche, le secteur préforestier et la savane guinéenne s'intercalant harmonieusement à l'intérieur de ces deux extrêmes. D'autre part, et c'est à notre avis l'argument le plus décisif, le fait que ce phénomène apparaisse à des saisons différentes aux mêmes emplacements nous amène à penser qu'il est difficile d'envisager une telle hypothèse qui semble par ailleurs incompatible avec le pouvoir dispersif des femelles de l'espèce.

b) Variations physiologiques : écartons immédiatement les phénomènes d'auto-genèse (cf. chap. II : cycle gonotrophique, p. 40). Ce phénomène dont il conviendrait, le cas échéant, de tenir compte dans l'estimation de la durée de vie par la méthode de Coz et coll. ne joue aucun rôle lorsque l'on utilise la méthode par suppression de population.

Nous avons par ailleurs observé (LE BERRE, non publié) qu'il existe, chez les femelles, des variations sensibles de taille et de poids qui sont liées essentiellement à la quantité *globale* de nourriture ayant pu être ingérée par l'individu au cours de sa vie larvaire. Ces variations dépendent :

- de la température de l'eau qui influe sur cette durée de vie préimaginale ;
- de la quantité de nourriture disponible dans le courant.

Nous avons démontré qu'à température égale les femelles issues des gîtes forestiers, dont l'eau est plus riche en débris organiques, ont une taille et un poids plus important que les femelles issues des gîtes de savane. Il faudrait donc admettre que plus les femelles sont de taille et de poids réduits, plus leur longévité est importante. L'exemple de la savane guinéenne nous permet ici encore d'infirmier cette hypothèse : en effet, en saison fraîche les femelles, en raison du ralentissement de leur vie larvaire, sont plus grandes qu'en saison des pluies et possèdent cependant une longévité plus importante. La relation directe entre les deux phénomènes (taille moyenne des femelles et longévité) semble donc impossible à admettre.

c) Ressources :

— Repas sanguin : afin d'expliquer le taux extrêmement élevé de femelles nullipares capturées en forêt, LEWIS (1960 b) émet l'hypothèse que ces femelles n'ont pas de ressources suffisantes en ce qui concerne le repas sanguin, ceci en raison de l'isolement dû à la végétation et de la faible densité des populations humaine et animale propres aux zones forestières (voir ci-dessous ; p. 155). En fait, la zone de Tiassalé constitue, du moins pour l'Afrique occidentale, une région très peuplée dans laquelle nous avons cependant obtenu les mêmes pourcentages de femelles nullipares que LEWIS. L'hypothèse de celui-ci ne peut donc être retenue.

D'autre part, étant donné que les femelles de *S. damnosum* ne sont pas strictement anthropophiles, il serait possible d'envisager que les préférences trophiques varient en fonction de l'âge, les femelles pares piquant plus volontiers les animaux que les femelles nullipares. En fait, les captures sur appâts humain et animal ne font ressortir aucune différence significative en ce qui concerne l'âge moyen des populations (chap. II : cycle gonotrophique, p. 39).

— Jus sucré : d'après CLEMENTS (1955), le nectar des fleurs constitue, nous l'avons vu (chap. III : dispersion, p. 83) une partie essentielle des ressources nécessaires au métabolisme des femelles de Diptères Nématocères ; sa raréfaction ou même son absence pourrait expliquer la diminution de longévité des femelles dans certaines zones bioclimatiques. En fait, ce sont dans les zones présentant les plus grandes ressources en jus sucré (zone forestière) que l'on observe l'âge moyen le moins élevé.

d) Prédateurs : les prédateurs des formes préimaginales peuvent avoir une influence sur la densité des imagos. Ils n'ont cependant aucune influence sur l'âge moyen de ceux-ci. En ce qui concerne les prédateurs des femelles nous possédons peu d'observations à leur sujet. Nous n'avons personnellement jamais constaté la présence de prédateurs en zone forestière et les rares observations concernant *S. damnosum* se rapportent toutes aux zones de savane (BALAY et GRENIER, 1964) dans lesquelles la longévité est la plus élevée.

e) Parasites : il est possible de constater que les zones de longévité maximum correspondent aux régions dans lesquelles l'endémie onchocerquienne est la plus intense et les taux d'infestation les plus élevés chez les femelles vectrices.

f) Facteurs climatologiques autres que l'hygrométrie : la température du milieu dans lequel vivent les imagos provoque le développement plus rapide des ovaires et permet ainsi un nombre plus grand de cycles gonotrophiques (chap. II : cycle gonotrophique, p. 45) ; ceci peut se traduire par une élévation apparente de la longévité des femelles lorsque l'on utilise notre seconde méthode d'évaluation. En fait, l'exemple du pont de Guéna nous montre que c'est en saison fraîche que la longévité des femelles atteint son maximum. De plus, les expérimentations de la Comoë (fig. 21) et de Tias-salé (fig. 24), effectuées à des températures pratiquement identiques, montrent cependant une différence considérable. La température du biotope imaginal ne constitue donc pas non plus un argument permettant une explication valable du phénomène.

Aucun des arguments présentés ci-dessus n'ayant donné satisfaction, nous nous trouvons donc devant le problème suivant :

C'est dans les meilleures conditions écologiques (hygrométrie élevée ; — ressources plus grandes en alimentation sucrée végétale ; — taille et poids plus important ; — parasitisme moins fréquent et surtout moins intense) que les femelles présentent le taux de survie le moins élevé.

Afin de donner une explication à ce phénomène *a priori* contradictoire avec les observations des différents auteurs, et de plus contraires à la logique, nous avons élaboré l'hypothèse suivante : en zone de savane soudanienne ou en période sèche, les conditions extrinsèques défavorables à la femelle de *S. damnosum* obligent celle-ci à se réfugier dans un biotope de volume restreint qui ne lui permet pas de déplacements considérables, à l'exception de ceux qui sont nécessaires à l'accomplissement de ses différentes fonctions végétatives (repas sanguin, repas de jus sucré, ponte). Il est donc vraisemblable que, étant donné cette limitation de déplacement résultant du confinement, les réserves des femelles s'épuisent moins rapidement, ce qui permettrait à celles-ci une longévité plus grande.

En zone forestière ou au cours de la saison des pluies, au contraire, toutes les conditions permettent une dispersion importante des femelles (humidité, nébulosité, végétation). Ceci provoque vraisemblablement une utilisation plus rapide des réserves et peut-être, malgré la présence de nourriture sucrée abondante, une longévité diminuée. Pour apporter la preuve de notre hypothèse, il serait souhaitable d'entreprendre :

1° une expérimentation écologique, selon les méthodes exposées ci-dessus, en zone de savane soudanienne très sèche ;

2° une étude physiologique portant sur le métabolisme des femelles dans les différentes zones.

Pourquoi ce phénomène n'apparaît-il pas chez les autres Diptères ?

— d'une part, notons tout d'abord que les expérimentations concernant la relation entre l'humidité atmosphérique et la longévité ont été effectuées à partir de populations captives, ce qui modifie considérablement les possibilités de déplacement de ces Insectes ;

— d'autre part, nous avons pu constater que les Simuliidae en général et tout particulièrement *S. damnosum* possèdent un pouvoir de dispersion beaucoup plus important que les divers Culicidae ou Glossininae dont on a pu jusqu'ici étudier le déplacement (cf. dispersion, p. 80). Notre hypothèse ne serait donc pas en contradiction absolue avec les résultats obtenus par les différents auteurs.

3° Longévité et parasitisme.

a) *Onchocerca volvulus* : les observations effectuées tant en zone néotropicale qu'en zone éthiopienne (DALMAT et coll., 1952 ; DUKE, 1962), permettent de conclure à l'influence certaine de l'infestation par *O. volvulus* sur la longévité des femelles. Cependant, étant donné le faible taux d'infestation que l'on observe dans les populations simuliidiennes, ce facteur, important du point de vue épidémiologique, n'a pas une grande répercussion, ainsi que nous le verrons (p. 136), sur la dynamique des populations.

b) *Mermithidae* : nous n'avons jamais eu la possibilité, disons la chance, d'observer chez la même femelle un parasitisme par *Mermithidae* et par *O. volvulus* au stade métacyclique, ce qui nous aurait permis de dater cette femelle. Cependant, les captures effectuées dans les conditions naturelles nous ont permis de mettre en évidence un certain nombre de femelles parasitées ne possédant aucune réserve abdominale, ce qui correspondrait, pour une femelle normale, à un âge minimum de 4 jours. Cette observation est par ailleurs confirmée par les essais de survie au laboratoire dans lesquels une femelle parasitée par ce Nématode n'est morte que le cinquième jour après sa capture et sa mise en survie, alors que les femelles saines du même lot n'avaient pas dépassé le quatrième jour. Il s'agit cependant ici d'observations très fragmentaires qui ne nous permettent pas de dégager de conclusions.

4° Nombre de cycles gonotrophiques.

Le nombre de cycles gonotrophiques effectués par les femelles de *S. damnosum* a fait l'objet de peu d'observations, ainsi que nous l'avons mentionné ci-dessus. Étant donné que ce nombre est fonction de la durée de vie des femelles, nous pouvons constater qu'il existe, du moins pour l'Afrique occidentale, une différence considérable entre les régions bioclimatiques.

BATES (1949) mentionne qu'une longévité accrue peut ne pas avoir d'avantages biologiques si les processus physiologiques (développement ovarien par exemple) sont retardés d'une manière identique. Nous avons pu constater (chap. II : durée du cycle gonotrophique, p. 42) que tel n'est pas le cas pour *S. damnosum* et que s'il existe quelques variations concernant la durée des cycles, elles sont sans commune mesure avec les variations de la longévité moyenne des femelles. Cette différence de longévité se traduit donc par une variation importante dans le nombre moyen de cycles gonotrophiques effectués par les femelles de chaque région bioclimatique. Les figures ci-jointes (fig. 25 et 28) nous permettent de constater qu'en zone forestière très peu de femelles ont la possibilité de terminer leur deuxième cycle, le nombre des femelles prenant leur troisième repas sanguin étant extrêmement réduit. En zone de savane guinéenne et en zone soudanienne, le nombre de cycles est plus élevé, et nos observations nous permettent de conclure à l'accomplissement de quatre cycles gonotrophiques avec possibilité *théorique* d'un cinquième cycle, ce qui constitue une confirmation des estimations de LEWIS (1958 a) mentionnées ci-dessus.

Ce problème du nombre moyen de cycles gonotrophiques accomplis par les femelles de *S. damnosum* est, en ce qui nous concerne, d'une importance capitale :

— d'une part, une comparaison entre les résultats des différents auteurs soviétiques (DETINOVA et coll.), canadiens (BENNETT), et nos observations personnelles nous permet de constater que le nombre de cycles chez les Simuliidae n'est pas supérieur à 5, ce qui constitue une différence considérable avec les Culicidae chez lesquels on a pu déterminer jusqu'à 13 cycles gonotrophiques successifs (DETINOVA, 1963) ;

Jours	Cycle gonotrophique	ZONES BIOCLIMATIQUES		
		TIASSALÉ (forêt)	ORODARA (savane guinéenne)	ZIOU (savane soudanienne)
1	1 ^{er} repas sanguin	1000	1000	1000
2		640	870	910
3		410	760	830
4		260	660	750
5	1 ^{re} ponte	170	570	690
6	2 ^e repas sanguin	110	500	620
7		70	430	570
8		40	380	520
9		30	330	470
10	2 ^e ponte	20	290	430
11		11	250	390
12	3 ^e repas sanguin	7	220	350
13	3 ^e ponte 4 ^e repas sanguin	5	190	320
14		3	160	290
15		2	140	270
16		1	120	240
17			110	220
18			90	200
19			80	180
20			70	170
21			60	150

Fig. 28. — Nombre de femelles de *S. damnosum* qui survivent de 1 à 21 jours pour 1.000 survivantes le premier jour.

— d'autre part, ces cycles déterminent le nombre total d'œufs pondus par une femelle. L'influence de ce facteur sur la dynamique des populations ne doit cependant pas être considérée comme primordiale (cf. chap. II : fécondité des femelles, p. 52) ; nous en avons la preuve dans notre zone forestière du Bandama où les femelles ont une durée moyenne de vie très courte et sont cependant extrêmement abondantes, le nombre considérable de gîtes potentiels offerts par le fleuve à certaines saisons étant responsable de cet état de chose.

Notons ici que le même problème se pose également en ce qui concerne certaines espèces holarctiques pour lesquelles l'abondance des femelles peut constituer un important fléau (Hongrie, Sibérie, Canada). C'est moins le nombre de piqûres par femelle qui constitue, dans ce cas, le problème important, que le nombre total des femelles qui viennent se gorger sur l'homme ou les animaux. Au contraire, en ce qui concerne *S. damnosum* et plus généralement la grande majorité des Diptères vecteurs, le problème du nombre de cycles par femelle, donc du nombre de piqûres infestantes, est essentiel. En effet, plus une femelle effectuera de cycles gonotrophiques, plus elle aura la possibilité

de transmettre le parasite absorbé lors d'un repas sanguin antérieur, compte tenu de la durée du cycle parasitaire et de l'influence possible du parasite sur la longévité du vecteur.

Ce point de vue épidémiologique sera développé dans notre conclusion générale et nous verrons alors que les différences constatées dans la longévité moyenne des femelles de *S. damnosum* à l'intérieur des grandes zones bioclimatiques constituent un des éléments capitaux de l'épidémiologie de l'Onchocercose.

B. Longévité du mâle.

Tous les auteurs s'accordent pour attribuer au mâle une longévité moins grande que celle de la femelle. En ce qui concerne *S. damnosum* nous n'avons pu effectuer aucune observation directe. Le seul fait précis que nous possédons concerne un petit nombre de mâles que nous avons tenté de conserver en survie : un seul individu a pu vivre 6 jours dans ces conditions, les femelles pouvant survivre une dizaine de jours et plus. Nous nous garderons cependant, étant donné le caractère artificiel de cette observation, d'en tirer une conclusion quelconque.

IV. RÉSUMÉ

Les observations effectuées ont permis de mettre en évidence les points suivants :

1° — les deux méthodes utilisées pour déterminer la longévité moyenne des femelles concordent parfaitement. Ceci se comprend étant donné que :

— notre méthode par suppression des populations préimaginales reste parfaitement naturelle puisque la population imaginaire étudiée n'a aucun contact avec l'insecticide ;

— la méthodologie mathématique (Coz et coll.) offre toutes garanties d'exactitude.

Cette concordance nous permet de conclure à la bonne estimation des durées réelles des cycles chez les femelles de *S. damnosum* ;

2° — la durée de vie maximum observée est de vingt-trois jours. Si l'on ajoute la durée du cycle gonotrophique supplémentaire que certaines femelles ont peut-être la possibilité d'effectuer, il est possible d'estimer à 28 jours ou 1 mois la durée de vie absolue des femelles dans les conditions normales d'accomplissement des différentes fonctions physiologiques (nutrition, reproduction) ;

3° — il existe une variation graduelle de la longévité moyenne des femelles entre les différentes zones bioclimatiques d'Afrique occidentale¹. Cette longévité est d'autant plus grande que l'on se déplace de la zone forestière vers la zone de savane sèche. La situation est telle que ce sont les femelles se trouvant apparemment dans les meilleures conditions écologiques qui présentent la durée de vie la plus courte.

(1) Nous donnons ci-après (fig. 29) une abaque permettant, connaissant le taux de femelles nullipares dans une population *en équilibre*, d'évaluer la probabilité de survie des femelles composant cette population.

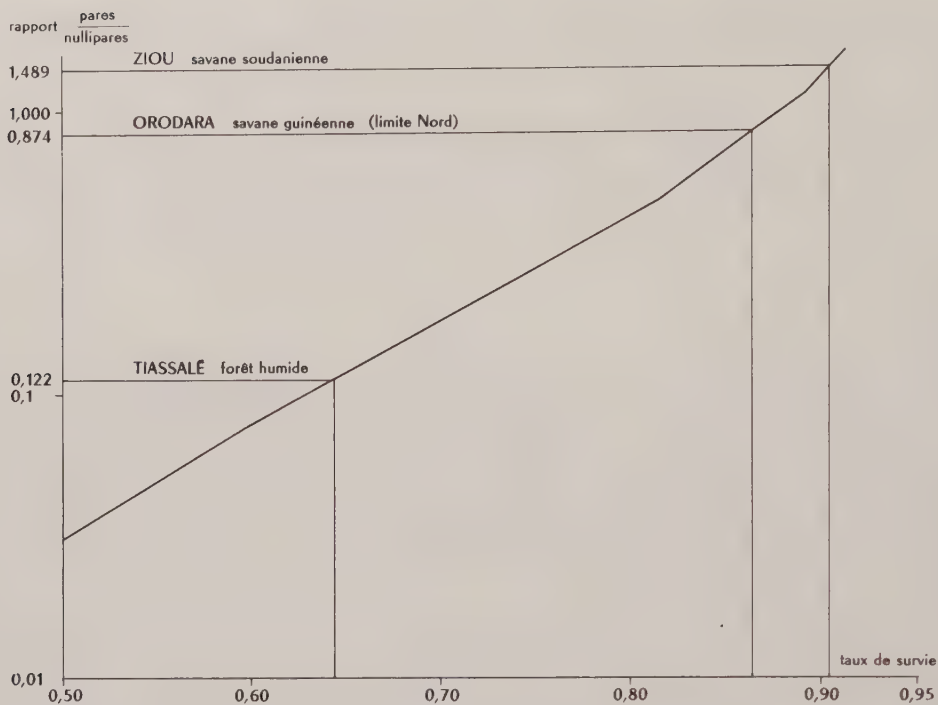


Fig. 29. — Abaque donnant le taux de survie des femelles de *S. damnosum* en fonction du rapport $\frac{\text{paires}}{\text{nullipares}}$.

Si nous voulions résumer de façon concise et frappante nos observations et les hypothèses que nous estimons devoir en rendre compte, nous dirions que :

En zone de savane soudanienne et au cours de la saison sèche en savane guinéenne, le confinement des femelles dans les biotopes restreints entraîne pour elles une vie sédentaire, avec utilisation lente de leurs réserves, d'où augmentation de la longévité moyenne des populations.

En zone forestière et au cours de la saison des pluies en savane guinéenne, la vie en grand espace entraîne une activité de dispersion maximum des femelles qui épuisent ainsi rapidement leurs réserves, d'où diminution de la longévité moyenne de la population ;

4° — l'influence du parasitisme sur la longévité n'a pu être observée directement ; cependant, les observations effectuées par différents auteurs permettent de conclure que l'infestation par *O. volvulus* diminue la longévité des femelles ;

5° — la détermination de la longévité constitue un facteur extrêmement important du point de vue écologique et surtout du point de vue épidémiologique, étant donné que le potentiel de transmissibilité d'un Insecte vecteur est directement lié à sa durée de vie ;

6° — la longévité des mâles de *S. damnosum* n'a pu être déterminée avec exactitude.

FACTEURS EXTRINSÈQUES INFLUENÇANT LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS

I. GÉNÉRALITÉS

Les variations saisonnières des populations d'Insectes ayant fait l'objet de très nombreuses recherches, les facteurs extrinsèques qui conditionnent ces variations sont actuellement bien connus. Étant donné les nombreuses références ayant trait à ce phénomène dans le domaine de l'Entomologie médicale, seuls les travaux portant sur les Simuliidae seront mentionnés dans ce rappel bibliographique.

A. Rappel bibliographique.

1° Région paléarctique.

Dès 1936, BARANOV, écrivait : « Il est évident que la hauteur du niveau danubien pendant le mois d'avril et la première moitié du mois de mai est un des facteurs importants, et peut-être même le facteur dominant qui règle l'apparition du moucheron (*S. columbaczense*) en nombre plus ou moins considérable. » L'auteur poursuit : « En comparant les facteurs abiotiques de l'année 1934 (apparition importante de mouchérons) et ceux de l'année 1935 (apparition minime) pendant l'éclosion des adultes, nous sommes à même d'établir la formule des combinaisons favorables de ces facteurs ; ce sont : la température élevée de l'air et de l'eau, la baisse régulière du niveau danubien et l'absence des pluies. » C'est principalement à la baisse du niveau du cours d'eau sur lequel sont installés les gîtes préimaginaux que l'auteur attribue les éclosions massives que l'on peut observer certaines années.

CARLSSON (1962) synthétise la plupart des observations portant sur l'écologie et la dynamique des populations des espèces simuliennes de cette région zoogéographique. L'auteur récapitule pour différentes espèces (p. 263) les conditions d'installation des populations préimaginales : nourriture larvaire, supports, vitesse du courant, profondeur, température de l'eau, luminosité, etc. En ce qui concerne plus particulièrement les populations imaginaires, l'auteur écrit : « This leads to the assumption that there are sufficient quantities of eggs almost every year to cause black fly year, if the conditions are otherwise favourable. » D'autre part, l'ouvrage comporte des observations portant sur la dispersion, les possibilités d'autogenèse, etc. De tout ceci il ressort que la température du biotope préimaginal constitue le facteur primordial qui conditionne les variations saisonnières des populations préimaginales, donc imaginaires.

2° Région néotropicale.

Les observations de DALMAT (1955, p. 368) concernant les trois espèces de *Simulium* responsables de la transmission de l'Onchocercose au Guatemala, offrent le plus grand intérêt. L'auteur souligne tout d'abord que les conditions de température ne constituent pas, contrairement aux observations ci-dessus, un facteur limitant l'activité des populations et que celles-ci peuvent exister à toutes les saisons de l'année.

En ce qui concerne *S. ochraceum*, les courbes de capture mettent en évidence 2 « sommets » annuels, l'un au milieu de la saison sèche, l'autre au milieu de la saison des pluies.

Il en est de même pour *S. metallicum* et *S. callidum*, mais pour ces deux espèces, les « sommets » sont nettement moins accusés et les variations saisonnières de moins grande amplitude.

Ces trois espèces néotropicales présentent donc de très nettes variations saisonnières, qui, étant donné leur rythme, ne peuvent apparemment être attribuées qu'aux facteurs régissant les variations du régime hydrologique des cours d'eau comportant les gîtes préimaginaux.

3° Région éthiopienne.

Pour cette région, il existe, à l'heure actuelle, un nombre relativement important d'observations concernant les variations saisonnières de populations de Simuliidae.

S. neavei, du fait de la localisation de ses formes préimaginales, n'a pas fait l'objet d'études suivies concernant ce phénomène et les travaux des différents auteurs portent exclusivement sur *S. damnosum*.

GIBBINS (1933) met en évidence certaines variations saisonnières des populations simuliennes provenant du Haut-Nil, en Ouganda ; il établit notamment une corrélation très nette entre ces variations et les fluctuations du niveau des cours d'eau dans lesquels sont situés les gîtes préimaginaux.

WANSON et HENRARD (1944), dans la région de Léopoldville, capturent des femelles de cette espèce durant toute l'année, mais signalent un accroissement considérable des populations pendant la période s'étendant du 15 octobre au 15 janvier, ce qui correspond dans cette région à la première moitié de la saison chaude, et, sur le plan hydrologique, à la crue annuelle du fleuve Congo.

WANSON et coll. (1949), présentent une courbe annuelle de captures de femelles qui confirme les observations ci-dessus mentionnées.

FAIN (1950), au Ruanda-Urundi, observe également que la période la plus favorable à la pullulation larvaire de cette espèce correspond au milieu de la saison des pluies.

LEWIS (1953), dans une zone plus aride du Nord-Soudan, peut mettre en évidence une corrélation semblable.

CROSSKEY (1955), dans le Nord-Nigéria, observe les phénomènes suivants :

- les gîtes préimaginaux se peuplent très rapidement après les premières pluies et la population de femelles s'accroît, de ce fait, dans des proportions considérables ;
- cette population imaginale diminue lorsque les cours d'eau sont en crue ;
- lorsque cette crue régresse, on observe une recrudescence des populations imaginale ;
- le niveau du cours d'eau continuant à s'abaisser, cette population diminue très sensiblement et la courbe de capture épouse alors étroitement la courbe du niveau du cours d'eau.

L'auteur conclut de ces observations qu'il existe une association directe entre la densité saisonnière de population et les précipitations, la légère régression observée au milieu de la saison des pluies provenant du fait que les gîtes préimaginaux sont submergés.

Ce même auteur compare ensuite cette zone du Nord-Nigéria et une zone plus méridionale, dans laquelle les différences climatologiques saisonnières sont moins

accentuées et les variations de population moins sensibles. Il conclut : « The areas in which *S. damnosum* is known to show a definite seasonal prevalence lie away from the equator and exhibit a well-marked separation of wet season from dry. »

En effet, BARNLEY (comm. person. à R. W. G.) ne peut mettre en évidence dans un foyer d'Ouganda, de variations sensibles dans les densités de captures effectuées aux différentes saisons de l'année.

Lors de plusieurs travaux postérieurs, CROSSKEY (1956 et 1957) et DAVIES (1963), pour cette même région du Nigéria, confirment les observations précédentes.

CRISP (1956, p. 17) établit les courbes de capture de *S. damnosum* en fonction du niveau du cours d'eau (Volta noire, N.-O. du Ghana) : on peut constater que les captures présentent un accroissement considérable au moment de la décrue. Cet auteur ajoute (p. 83), que le nombre des femelles capturées dépend de la quantité de végétation (formant support pour les formes préimaginales) soumise au courant ; il explique ainsi l'accroissement des captures effectuées en saison sèche sur ce fleuve.

MUIRHEAD-THOMSON (1957), dans la région forestière du Libéria observe que les populations de *S. damnosum* sont présentes toute l'année, les rivières ne subissant jamais d'arrêt de débit.

TENDEIRO (1963) présente une courbe de capture de femelles passant par un maximum en saison sèche.

DE MEILLON (1957), à propos des observations effectuées par les différents auteurs, écrit : « Local conditions will obviously play an important role : in some areas rain may interfere with breeding and encourage it in others. At the same time, air moisture favours adult longevity and activity, and hence dispersion. »

D'autre part, LEWIS (1956 b) écrit : « It may be that *Simulium* larvae browse on the algae which flourish when the larvae are scarce and many delay their reestablishment. » Cette dernière observation, semblable à celles de POMEROY (1916), CAMERON (1922) et WU (1931), montre que d'autres facteurs que les variations du régime hydrologique sont susceptibles d'influencer la densité des populations préimaginales de Simuliidae.

B. Synthèse de ces résultats.

Cette revue générale nous permet de dégager certains points particulièrement intéressants :

— tous les auteurs, sans exception, observent une variation saisonnière de la densité des populations préimaginales ou imaginales. Cette variation peut être nettement marquée ou de faible amplitude ; elle présente néanmoins en chaque point un caractère bien défini ;

— les auteurs établissent une corrélation étroite entre les variations observées et l'alternance des saisons telle qu'elle se présente dans les différentes zones d'observations. En effet, il apparaît que les précipitations, influençant le régime hydrologique des cours d'eau sur lesquels se trouvent situés les gîtes préimaginaux, déterminent, dans un premier temps l'existence, et, par la suite, l'importance des populations issues de ces gîtes ;

— alors que la plupart des auteurs établissent une corrélation directe entre l'élévation de niveau du cours d'eau et la densité des populations, certaines observations (BARANOV, 1936 ; CRISP, 1956 et TENDEIRO, 1963) montrent que cette densité peut être

inversement proportionnelle à cette élévation, les populations les plus importantes s'établissant lorsque le cours d'eau est à l'étiage ;

— dans un autre ordre d'idée, les observations de LEWIS (1956 b), à la suite de celles de POMEROY (1916), CAMERON (1922) et WU (1931) sont de la plus grande importance et font intervenir un facteur différent : les algues peuplant les supports rendent ceux-ci impropres à la fixation des formes préimaginales de Simuliidae et influencent de ce fait la densité des populations imaginale ;

— la majorité de ces observations ont entre elles un point commun : elles tendent à expliquer les variations de populations adultes par l'influence des facteurs extrinsèques sur les formes préimaginales. Cependant, DE MEILLON (1957), s'il commet une erreur quant à la longévité des femelles dans les différentes zones (cf. longévité, p. 123) tient également compte des facteurs agissant directement sur les populations imaginale et mentionne que les variations hygrométriques peuvent avoir une influence directe sur celles-ci.

En résumé, les variations constatées dans la densité de population de femelles dépendent, selon les auteurs, de deux séries de facteurs :

— les facteurs ayant une influence sur les formes préimaginales et se répercutant sur l'imago : régime hydrologique, etc. ;

— les facteurs ayant une influence directe sur l'imago : essentiellement l'hygrométrie.

II. OBSERVATIONS PERSONNELLES

Les différentes observations présentées ci-dessous ont été effectuées à partir de populations de femelles capturées sur appât humain, cette technique étant, à l'heure actuelle, la seule qui puisse conduire à des résultats valables (chap. I : techniques, p. 4 ; chap. III : lieux de repos, p. 77). Les femelles capturées selon cette méthode ont été disséquées et examinées, la détermination de leur âge physiologique étant indispensable à la bonne compréhension des variations enregistrées.

A. Facteurs influençant la dynamique des populations préimaginales.

1° *Fluctuations saisonnières du cours d'eau au niveau des gîtes.*

Chaque partie d'un cours d'eau présentant une variation annuelle particulière, celle-ci se répercute sur la dynamique des populations préimaginales ; c'est ainsi que nous avons pu séparer trois grands types de variations, que nous différencierons à l'aide de plusieurs exemples.

a) Observations.

1^{er} exemple : bassin du Bandama à Tiassalé (zone forestière, fig. 2).

Observations : la courbe annuelle de densité de population de *S. damnosum* enregistrée en cette localité située à proximité immédiate des gîtes du Bandama (chap. I : généralités, p. 10) présente les caractéristiques suivantes (fig. 30 A) :

— durant la saison sèche, de décembre à mars, la densité des femelles est pratiquement constante et se situe à son niveau minimum ;

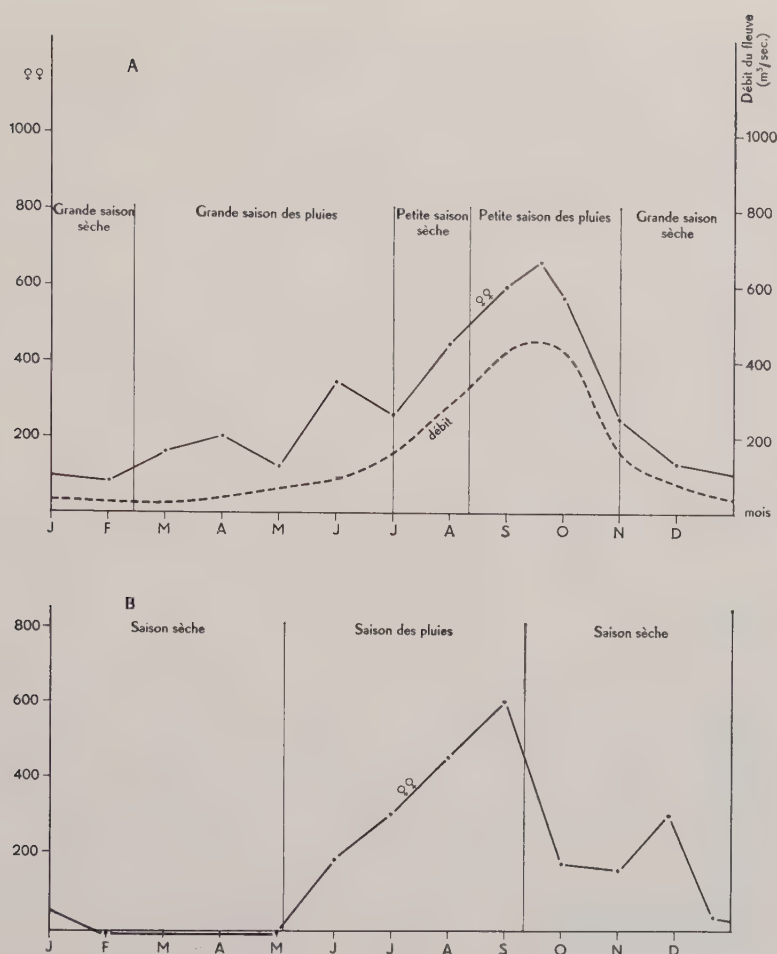


Fig. 30. — Variations annuelles de populations de femelles de *S. damnosum* : A. Zone de Tiassalé (forêt tropicale) ; B. Zone de Ziou (savane soudanienne).

— à partir de mars, on observe un accroissement de la population, qui atteint sa plus forte densité en septembre ;

— par la suite, cette population décroît pour regagner, en décembre, son niveau de saison sèche.

Comparativement, nous pouvons noter que la courbe de débit du fleuve¹ est parallèle à la courbe de population, ce qui constitue un exemple de synchronisme entre les fluctuations hydrologiques et les variations de densité de population.

Interprétation (cf. fig. 36, A et pl. III, A) : en saison sèche (décembre-mars) le fleuve ayant atteint son niveau d'étiage, de nombreuses dalles rocheuses apparaissent et permettent la création d'un très grand nombre de petits gîtes. De plus, la végétation basse peuplant ces dalles rocheuses constitue également, mais dans une moindre mesure, une possibilité de fixation pour les stades préimaginaux.

(1) Étant donné le profil transversal du fleuve, la courbe de débit peut, ici, être confondue avec la courbe représentant les variations de niveau.

Au début de la saison des pluies (mars), étant donné l'importance du fleuve et sa largeur, l'élévation du niveau s'effectue *très lentement* et sans variations brutales. Cette élévation correspond également à un accroissement de la vitesse du courant, ce qui détermine une multiplication des gîtes, qui sont alors situés au niveau de la végétation buissonnante peuplant les dalles rocheuses.

Le niveau s'élève ensuite progressivement, très lentement, jusqu'à son maximum (septembre-octobre). La surface du courant atteint la végétation haute et les gîtes préimaginaux sont alors situés sur les branches et les feuilles des arbres peuplant en grand nombre les îlots ou les berges du fleuve.

La décrue est relativement rapide, ce qui détermine un abaissement de la densité simulidienne, abaissement dû à la suppression rapide des supports de hautes eaux et aux difficultés d'installation des larves sur les supports nouveaux, difficultés dont nous analyserons les causes ultérieurement.

En résumé, le fleuve Bandama, sur cette partie de son cours, présente en permanence des possibilités de gîtes : vitesse de courant correspondant aux exigences de l'espèce ; supports permettant l'accrochage des formes préimaginales.

En période d'étiage, ces gîtes sont situés au niveau des dalles rocheuses et sur la végétation basse peuplant celles-ci. Ces dalles provoquant en de nombreux points une accélération du courant, le facteur vitesse du courant n'est donc pas limitant durant cette partie de l'année.

L'élévation très lente du niveau permet : — soit le développement complet de l'œuf à l'adulte au même niveau ; — soit une migration progressive des larves au fur et à mesure de l'élévation du cours d'eau. On n'observe donc pas de suppression brutale des gîtes par immersion subite des formes préimaginales sous une trop grande profondeur d'eau. En période des hautes eaux, et plus particulièrement en crue, la vitesse de courant devient partout très importante et les branches et feuilles des nombreux arbres immergés multiplient alors considérablement les possibilités d'accrochage, ce qui se traduit par un accroissement très sensible de la densité des populations imaginales. Il n'existe donc pas ici de facteurs limitants absolus, les populations préimaginales ayant, toute l'année, la possibilité de se développer.

2^e exemple : bassin de la Volta rouge à Ziou (zone de savane sèche).

La courbe (fig. 30 B) enregistrée en ce point par G. BALAY (*in* LE BERRE et coll., 1964), présente également un synchronisme parfait entre la densité de population imaginale capturée près du gîte et les variations de niveau du cours d'eau.

Dans cette zone, à la différence de l'exemple précédent, le courant s'arrête plusieurs mois chaque année, durant la saison sèche. Étant donné les exigences écologiques propres aux Simuliidae, cet arrêt du courant détermine donc une suppression totale des formes préimaginales de *S. damnosum* (cf. OVAZZA et coll., 1965 b).

Cette courbe fait également apparaître, en fin de saison des pluies (septembre-octobre), une diminution relativement rapide du nombre des femelles, suivie, après une période assez courte (un mois environ), d'un accroissement sensible. Ce phénomène ne semble pas être accidentel et apparaît en de nombreux points du bassin des Volta blanche et rouge. Il est vraisemblablement dû à l'abaissement rapide du niveau du cours d'eau, le deuxième sommet représentant l'installation de nouvelles colonies préimaginales sur les gîtes de basses eaux.

Dans ces deux exemples, nous observons une corrélation directe entre les variations de densité des femelles de *S. damnosum* capturées à proximité des gîtes et les variations de niveau du cours d'eau ; la différence essentielle entre les deux courbes réside dans le

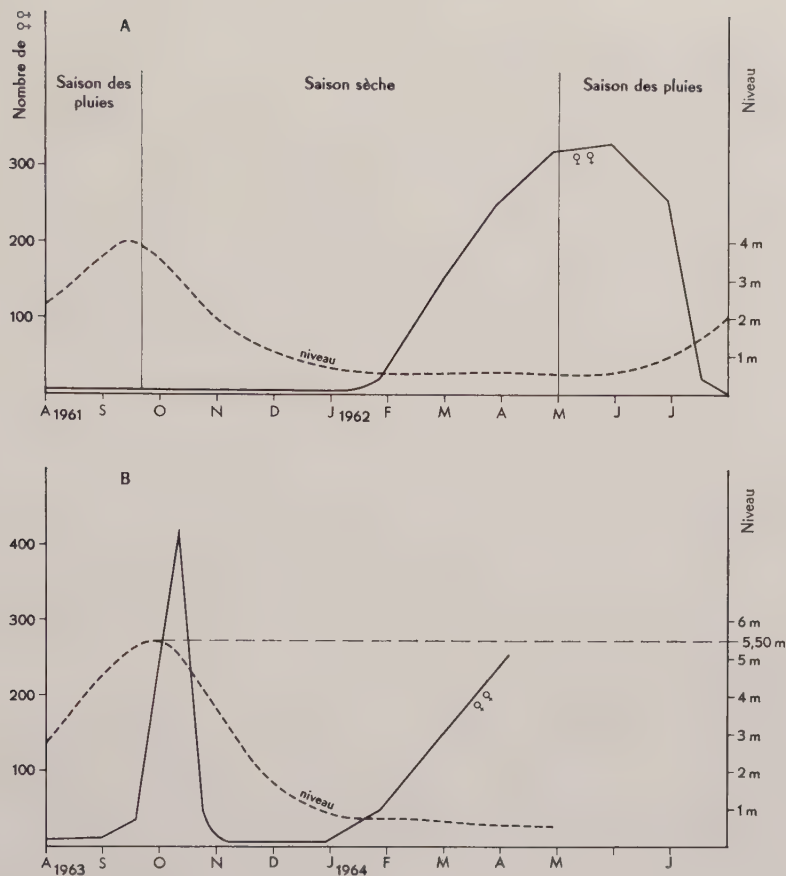


Fig. 31. — Variations annuelles de populations de femelles de *S. damnosum* en fonction des fluctuations de niveau à Samandéni (Volta noire, savane soudanienne).

fait que, en zone forestière (Tiassalé), les possibilités de gîtes existent toute l'année, sans qu'aucun facteur ne limite la population de manière absolue, tandis qu'en zone de savane sèche (Ziou), l'arrêt du courant durant une partie de l'année constitue une interdiction au développement des formes préimaginales de l'espèce.

3^e exemple : bassin de la Volta noire à Samandéni.

Observations : cette zone de Samandéni est située, rappelons-le, sur la Volta noire, à 130 km de la source de ce cours d'eau (cf. fig. 3). La courbe ci-jointe (fig. 31, A), qui est le résultat des captures effectuées en ce point d'août 1961 à septembre 1962, présente les caractères suivants :

- un palier minimum s'étendant d'août à janvier ;
- un accroissement des captures à partir du mois de janvier jusqu'au mois de juin ;
- en juillet une diminution très rapide du nombre des femelles capturées, la densité moyenne des captures passant de plus de 200 à 10/femelles/jour/capteur en un mois.

Les variations de niveau, enregistrées sur l'échelle de crue située entre les deux gîtes sont les suivantes (même figure) :

— à partir de juin (début de la saison des pluies), le niveau du fleuve s'élève lentement, mais de manière régulière. En effet, le fleuve, à cet endroit, a acquis une certaine stabilité et les variations temporaires, très sensibles près de la source, n'apparaissent plus dans la fluctuation saisonnière générale. La crue a lieu en fin de saison des pluies (septembre), le niveau étant encore très élevé en novembre, au début de la saison sèche. Par la suite, le niveau du cours d'eau redescend, d'abord assez rapidement puis très lentement jusqu'à l'étiage qui se situe en fin de saison sèche. Cette variation de niveau est donc très régulière et semblable en cela à notre premier exemple (Bandama) ; l'amplitude entre le niveau de crue et celui d'étiage était en 1961-1962 de 3,50 à 4 m.

Interprétation (cf. fig. 36 B et pl. III B) : si nous comparons les courbes de population et les fluctuations de niveau, nous constatons que la population apparaît lorsque le cours d'eau s'est stabilisé à son minimum et disparaît aussitôt que le niveau s'élève. A l'étiage, il se forme deux gîtes rapprochés, constitués par deux seuils rocheux créant un courant qui permet le développement des formes préimaginales de *S. damnosum*.

En crue, le fleuve s'étale dans une plaine d'inondation et la vitesse du courant diminue dans une proportion telle qu'elle ne permet plus le développement des formes préimaginales, ce qui explique la faible densité des populations d'août à janvier.

Dans cet exemple, la densité de population est donc inversement proportionnelle au niveau du cours d'eau.

Cas particulier : durant les années 1963-1964, nous avons pu observer, en ce même point, le phénomène suivant (fig. 31, B) : — en août, la population de femelles est extrêmement dense, puisque le maximum de captures dépasse 400 femelles/jour/capteur ; une diminution, aussi rapide que l'accroissement, apparaît aussitôt après ; — en janvier, la population augmente à nouveau et atteint son sommet en mars-avril, ce qui correspond à notre observation précédente. Comparativement, la fluctuation de niveau est, dans l'ensemble, identique à celle de l'exemple précédent, mais la saison des pluies 1963, sans être exceptionnelle, est cependant plus longue que la normale, les précipitations étant plus abondantes que celles d'une année ordinaire : l'échelle de crue de Samandéni indique un niveau de 5,50 m durant quelques semaines, ce qui est supérieur de 1 m à 1,50 m au niveau des années précédentes (cf. exemple ci-dessus).

De toute évidence cette population de saison des pluies indique qu'il s'est créé un gîte de hautes eaux, le niveau atteint en 1963 étant nettement plus élevé que les années précédentes.

Les variations de populations, enregistrées à Samandéni, correspondent donc au schéma suivant :

— en période d'étiage, le gîte est extrêmement florissant, l'abaissement du niveau du cours d'eau dégageant deux seuils rocheux qui provoquent une accélération localisée de la vitesse du courant et présentent des possibilités d'accrochage nécessaires aux formes préimaginales de l'espèce ; le niveau du fleuve à l'échelle de crue est alors situé entre 0,50 et 1 m ;

— lorsque ces seuils rocheux sont recouverts par l'eau, le courant se ralentit et les possibilités de gîtes disparaissent ; niveau de l'échelle : 1 m à 4,50 m ;

— lorsque la crue dépasse ce niveau supérieur, la vitesse superficielle du courant s'accroît d'une façon telle qu'elle permet à nouveau le développement des formes préimaginales. Celles-ci ont alors la possibilité de se fixer sur les branches et les feuilles de la végétation arborescente qui constitue la galerie forestière bordant le cours d'eau.

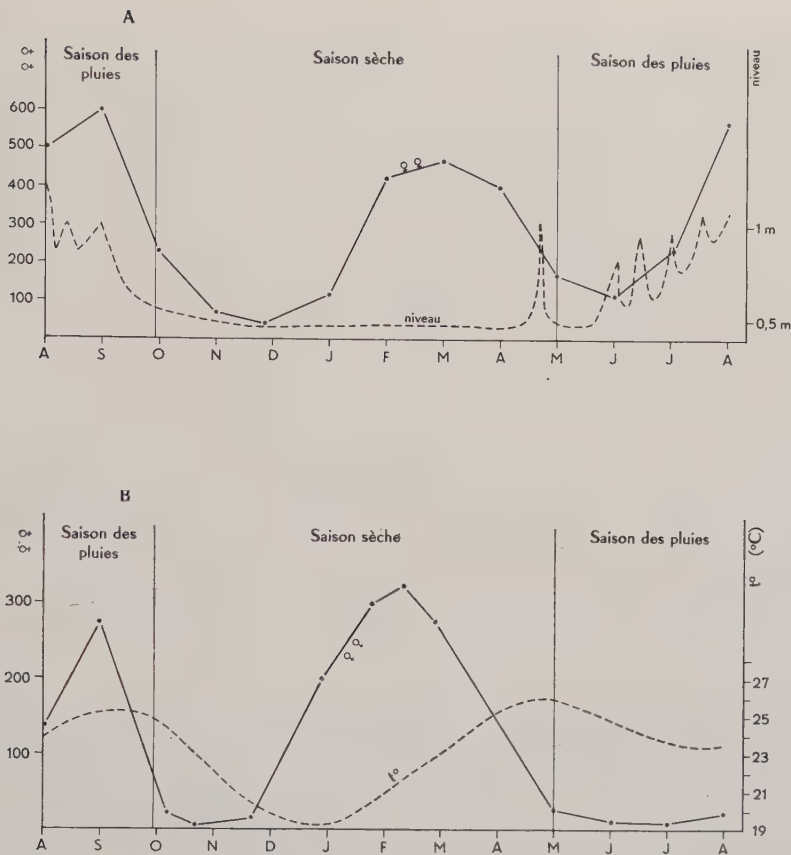


Fig. 32. — Variations annuelles de populations de femelles de *S. damnosum*: A. à Niéritié (cf. fig. 3 et 14), B. au pont de Guéna (cf. fig. 3 et 14).

4^e exemple : bassins supérieurs de la Comoë et de la Volta noire.

Observations :

1^o Niéritié : la courbe ci-jointe (fig. 32, A), enregistrée en ce point situé à proximité des gîtes de la Comoë (fig. 3 et 14), présente les caractéristiques suivantes :

— un sommet de saison des pluies qui débute en juillet, atteint un maximum en août-septembre, et diminue très rapidement jusqu'en octobre ;

— un palier dont la durée approximative est de deux mois (octobre-novembre) durant lesquels les captures diminuent considérablement ;

— un deuxième sommet, celui de saison sèche, débute en décembre, acquiert son maximum durant le mois de février et diminue ensuite, mais moins rapidement que le sommet de saison des pluies, jusqu'en juin ;

— un autre palier sépare ensuite ce sommet de saison sèche du sommet de la saison des pluies suivante.

On observe donc ici la présence de deux sommets annuels.

2^o Pont de Guéna : cette courbe annuelle (fig. 32, B), enregistrée sur un gîte préimaginal semblable à Niéritié (fig. 3 et 14) mais de moindre importance, nous montre

également ces deux sommets annuels dont la séparation est encore plus nette que dans l'exemple précédent.

Interprétation (cf. fig. 36 C et pl. III C) : la comparaison de la première courbe de capture (Niéritié) et la courbe de variation du niveau de la Comoë à Karfiguéla (point situé à 20 km en aval de Niéritié, mais présentant des caractéristiques hydrologiques identiques) nous permet l'interprétation suivante :

— le sommet de saison des pluies correspond au niveau supérieur du cours d'eau et débute seulement dans la deuxième moitié de cette saison. Il convient de rappeler ici, afin d'expliquer cette apparition tardive, que ces gîtes sont situés sur les biefs amont des cours d'eau, à proximité de la source ; le régime hydrologique étant alors du type torrentiel, le niveau et la vitesse du courant subissent, en début de saison des pluies, des variations très brutales, d'une amplitude et d'une fréquence telles qu'elles interdisent dans une certaine mesure le développement préimaginal de *S. damnosum* ;

— la deuxième partie de la saison des pluies, qui présente encore certaines variations de niveau, mais de moindre envergure, voit s'installer, du fait de la multiplicité des points d'accrochage que présente la végétation immergée, une population préimaginale très importante ;

— la décrue, pour ce type de cours d'eau, est rapide et provoque la disparition des gîtes de hautes eaux, ce qui se traduit par une diminution rapide des populations simulidiennes ;

— le long palier que l'on constate ensuite, est provoqué par un facteur différent des facteurs hydrologiques classiques, facteur qui sera analysé ultérieurement (p. 147) ;

— ce cours d'eau se stabilise ensuite à son niveau le plus bas, ce qui fait apparaître les seuils rocheux qui constituent son lit. Ces seuils rocheux déterminent, en certains points, une accélération du courant qui permet l'installation d'importantes populations préimaginale sur la roche elle-même et sur la végétation immergée (Graminées, Hélobiales, feuilles retombantes de *Raphia vinifera* et de *Pandanus* sp.) ;

— en fin de saison sèche certains facteurs que nous analyserons ultérieurement (p. 142) provoquent une diminution sensible de ces populations.

En avril-mai, la saison des pluies suivante provoque des fluctuations de niveau très brutales et très importantes qui suppriment les gîtes préimaginale de basses eaux sans permettre pour autant le peuplement continu des gîtes de hautes eaux (cf. ci-dessus).

En ce qui concerne la zone de Guéna, nos données sur les variations de niveau de la Volta noire en ce point sont très fragmentaires et n'ont pu nous permettre une comparaison aussi précise que la précédente. Rappelons cependant que, d'une manière générale, les deux points, Niéritié et Guéna, ont une configuration identique et sont situés sur le même type de terrain (grès primaire tabulaire) et à égale distance des sources des deux cours d'eau. La seule différence réside dans le fait que le gîte de Guéna étant plus encaissé, les fluctuations subites de niveau sont, en ce point, beaucoup plus importantes qu'à Niéritié (elles peuvent atteindre plus de 2 mètres en quelques heures), ce qui détermine des suppressions beaucoup plus fréquentes des gîtes en période d'instabilité de saison des pluies.

Ce troisième type de variations, qui semble être la règle, en zone de savane guinéenne, sur les cours d'eau de faible importance à régime torrentiel est, en quelque sorte, la synthèse des deux types précédents :

— une population de saison des pluies provoquée par l'existence de gîtes de hautes eaux sur la végétation immergée ;

— une population de saison sèche provoquée par l'existence de gîtes de basses eaux : principalement seuils rocheux, mais également végétation basse bordant les dalles rocheuses.

Exception : elle provient de ce que nous appellerons les « gîtes flottants » qui sont représentés par des longues branches ou des lianes très souples et retombantes. A l'extrémité de ces branches, se forme généralement une « palette » composée de l'enchevêtrement des fines radicelles qui se développent au contact de l'eau. Ces palettes, flottant en surface constituent un emplacement idéal pour la fixation des formes préimaginales. De plus, étant donné la longueur des branches, ces palettes ont la possibilité de suivre les variations de niveau et présentent donc, en permanence, des possibilités d'accrochage pour les larves et les nymphes. Il en résulte que la population n'est pas affectée par les fluctuations qui sont, nous l'avons vu dans les exemples précédents, les principales responsables des variations annuelles des populations de *S. damnosum*.

Ces conditions idéales ont été rencontrées en de nombreux points de savane guinéenne et les gîtes permanents ainsi constitués sont susceptibles d'avoir un rôle important, notamment en ce qui concerne l'entretien d'une population résiduelle qui permettra le repeuplement des gîtes détruits par les fluctuations du courant. Ceci n'est pas sans analogie, nous le verrons, avec les phénomènes d'association qui sont la règle pour certaines espèces de Simuliidae fixées sur des crabes ou des larves d'éphémères (voir chap. III : conclusions à la dynamique des populations, p. 159).

b) Discussion :

Ces différents exemples nous montrent qu'il existe en chaque station un type de variation particulier qui, sauf exception (cas de Samandéni, par exemple), présente chaque année les mêmes modalités.

Ces exemples permettent également de constater que les variations de population sont en relation très étroite avec les fluctuations du régime hydrologique propres au cours d'eau dans lequel sont installés les gîtes préimaginaux.

Cependant, si l'on consulte la courbe établie pour la localité de Guéna (fig. 32, B), on peut observer que certaines variations de densité des populations imaginaires ne peuvent s'expliquer par la seule fluctuation du régime hydrologique. En effet, les deux anomalies suivantes sont à signaler :

1° En ce point, la population de saison sèche (mars-avril) commence à diminuer *avant* que les premières précipitations ne viennent modifier, brutalement comme nous l'avons souligné, les emplacements de fixation des formes préimaginales.

2° A cet endroit, et d'ailleurs dans toute cette zone, un palier exagérément prolongé se place entre les sommets de saison des pluies et de saison sèche et les populations préimaginales de saison sèche manifestent une certaine difficulté à s'installer bien qu'elles aient à leur disposition, et ceci très rapidement après la décrue :

— un courant remplissant les conditions exigées habituellement par l'espèce (vitesse convenable, niveau constant) ;

— des supports permettant apparemment la fixation des formes préimaginales dans ce courant, ainsi qu'une nourriture assez abondante.

Ces anomalies constituent la preuve que des facteurs autres que les fluctuations de nature hydrologique interviennent dans les variations saisonnières de population.

2° Autres facteurs.

a) Nourriture disponible dans le courant.

Les larves de *Simulies* étant détritophages et tributaires du « débit solide exogène » des cours d'eau (PACAUD, 1949 ; GRENIER, 1948, p. 304), les variations de quantité de nourriture disponible dans un courant influencent directement la dynamique des populations préimaginales et, par contrecoup, imaginale. Nous avons été amené à effectuer, en ce qui concerne les variations de populations à Guéna (fig. 32, B) et à Samandéni (fig. 31), les observations suivantes :

Guéna : dès la fin du mois de février, une diminution sensible de la population imaginale se produit sans qu'aucun facteur ayant trait au régime hydrologique puisse en être tenu pour responsable : les conditions de courant et de niveau sont stables d'octobre à avril, la présence d'une importante nappe phréatique entretenant, durant toute la saison sèche, un courant d'une vitesse telle qu'elle est compatible avec l'installation de populations préimaginales de *S. damnosum*.

Samandéni : en cette localité, située sur le même cours d'eau (Volta noire à 60 km en aval de Guéna), la population est, à cette époque, en plein accroissement (fig. 31), les facteurs hydrologiques (vitesse de courant, niveau) permettant l'installation de l'espèce.

Comme nous le verrons, on peut constater dans toute cette zone, une variation annuelle assez sensible de la température de l'eau, variation qui pourrait avoir une influence sur les populations préimaginales. Dans notre exemple, cependant, cette variation est identique dans les deux gîtes et ne peut, de ce fait, être mise en cause.

Signalons également que d'autres facteurs tels que les caractéristiques physico-chimiques de l'eau n'ont aucune influence directe sur les formes préimaginales de *Simuliidae* (cf. GRENIER 1948). Par contre, nous avons pu mettre en évidence, entre les deux gîtes, la différence suivante :

La Volta noire, en saison des pluies, est alimentée par les eaux de ruissellement qui, même à proximité de la source, ont la possibilité de se charger de détritiques : feuilles, humus, etc.

En saison sèche ce cours d'eau est uniquement alimenté par les eaux provenant de la nappe phréatique qui fait de cette région le « château d'eau » voltaïque. Cette eau, coulant sur du grès ou du sable, reste très pure et, au niveau du gîte de Guéna, est encore très limpide.

A 10 km en aval de Guéna, la Volta noire traverse les chutes de Banfoulagué (cf. fig. 3) et quitte le massif sédimentaire pour couler sur un terrain d'origine cristalline ; le courant se ralentit, le fleuve traverse une plaine d'inondation très importante (30 km de long environ) et se charge progressivement de matières en décomposition. De ce fait, la quantité de nourriture disponible dans le courant est, à Samandéni, en fin de saison sèche, très supérieure à ce qu'elle est à Guéna durant la même période et la différence constatée entre les populations des deux gîtes s'explique donc parfaitement par la quantité de nourriture disponible dans l'eau en chacun des deux points : quantité presque nulle à Guéna en fin de saison sèche, mais importante toute l'année à Samandéni.

Signalons qu'une observation identique avait été effectuée par GRENIER (1948, p. 307) sur le « ruisseau » Paladère (Cauterets, Hautes-Pyrénées) : le seul fait de traverser une prairie, dans laquelle ce cours d'eau recevait de nombreux ruissellements chargés en débris organiques, suffisait à provoquer immédiatement en aval le peuplement des supports par de nombreuses populations préimaginales de *Simulium*.

La quantité de nourriture disponible dans un courant peut donc constituer un

facteur de limitation totale ou partielle des populations préimaginales des Simuliidae en général, et de *S. damnosum* en particulier.

Nous mentionnerons également à ce propos une observation que les entomologistes de Bobo-Dioulasso ont pu effectuer à de nombreuses reprises. Le radier de Nasso (20 km, O. de Bobo-Dioulasso, cf. fig. 3), situé sur le Kou, est connu pour ne posséder qu'une population infime de *S. damnosum*, malgré les possibilités qu'offre cet affluent de la Volta noire en cet endroit : vitesse de courant convenable, présence de nombreux supports correspondant aux exigences des formes préimaginales de l'espèce. Mais, ce cours d'eau est alimenté en grande partie par une source artésienne, qui jaillit à quelques centaines de mètres en amont de ce radier, et dont l'eau n'a pas la possibilité, sur un trajet si court, de se charger suffisamment en débris organiques. Il paraît donc vraisemblable que, dans cet exemple également, c'est l'insuffisance de nourriture pour les larves qui limite la population préimaginale, donc imaginale.

b) Température de l'eau.

En Afrique de l'ouest la température du milieu aquatique subit, durant l'année, une variation d'autant plus sensible que la zone est plus septentrionale.

Signalons immédiatement que, en ce qui concerne cette région, l'abaissement de température n'est jamais assez important pour interdire ou ralentir considérablement le développement préimaginal, comme cela se produit régulièrement dans les régions tempérées froides.

La figure 32 (B) montre la courbe des captures à Guéna ainsi que la courbe de température de l'eau à midi (les variations nycthémerales ne dépassent pas 2° C dans cette zone). Nous pouvons constater que les variations enregistrées dans la densité de population simuliidienne et notamment les paliers durant lesquels cette population est minima, ne correspondent à aucune température définie, ni à aucune fluctuation de celles-ci. Notamment, en ce qui concerne cette courbe de population, c'est aux températures d'eau les plus basses que débute l'accroissement du début de saison sèche.

c) Variations de la sex-ratio en fonction des facteurs extrinsèques.

Les variations de la sex-ratio étant susceptibles d'influencer la dynamique d'une population, nous avons été amené à effectuer différentes observations concernant ce facteur biologique.

Une étude approfondie de ce phénomène ainsi que des facteurs qui l'influencent ayant été effectuée par QUTUBUDDIN en 1953, sur *Culex fatigans* Wied., nous en rappellerons ici les principales conclusions :

- d'une manière générale la sex-ratio est équilibrée (1 : 1) ;
- l'auteur n'observe pas de relation directe entre la sex-ratio et la mortalité pour aucun des stades larvaires de l'espèce étudiée ;
- l'influence de la nourriture larvaire sur la sex-ratio n'a pu être établie, mais certaines observations amènent à penser que ce phénomène biologique n'est pas influencé par la *qualité* de la nourriture fournie aux larves. Enfin, l'auteur précise que l'effet de la température n'a pu être déterminé avec une précision suffisante.

En ce qui concerne les Simuliidae, signalons ici les observations de D. M. DAVIES (1950) sur une espèce néarctique (*Cnephia muttatum* M.) chez laquelle la sex-ratio est nettement en faveur des femelles ; ceci permet à l'auteur de conclure qu'il s'agit ici d'un phénomène parthénogénétique. La même observation a été également effectuée par L. DAVIES (1954) sur une autre espèce paléarctique (*Prosimulium ursinum* Edw.).

Pour *S. damnosum*, WANSON et HENRARD (1945) mentionnent que, dans les gîtes

préimaginaux situés sur le Congo, la proportion de mâles est de deux à trois fois supérieure à celle des femelles.

MARR (1962) a observé que, dans un gîte artificiel situé en zone de savane du Nord-Ghana, durant la saison sèche, la proportion de mâles issus d'un lot de nymphes est, au début des éclosions, nettement supérieure à la proportion de femelles, mais que cette proportion s'inverse à la fin des éclosions, ce qui est normal compte tenu de la différence de durée de vie préimaginale des deux sexes.

Enfin, LAMONTELLERIE (1963) a mis également en évidence, en observant un gîte de savane sèche, une proportion de mâles deux fois supérieure à celle des femelles.

Observations personnelles :

Méthode : nous avons effectué la détermination du sexe sur les formes nymphales, lesquelles, à la fin de leur développement permettent l'observation de l'adulte à travers les téguments nymphaux. Rappelons que chez les Simuliidae, la détermination du sexe est rendue très facile par une différenciation morphologique importante : les yeux sont holoptiques et présentent deux zones d'ommatidies différentes (grandes et petites) chez le mâle ; ils sont par contre dichoptiques et ne comportent qu'une seule zone de petites facettes chez la femelle.

Les nymphes de plusieurs espèces ont été récoltées dans quatre gîtes distincts :

— Gîtes de Nasso (20 km, O. de Bobo-Dioulasso), Koulinion (60 km, O. de Bobo-Dioulasso), Yanaon (60 km, S. O. de Bobo-Dioulasso) (pour ces trois gîtes, cf. fig. 3).

Ces trois stations présentent des caractères identiques (cf. ci-dessus la description du gîte de Nasso) : cours d'eau à régime torrentiel, coulant sur des dalles de grès ou de latérite et bordés d'une végétation basse. Ces trois gîtes ont en outre la particularité de présenter des conditions de courant et de support permettant le développement préimaginal de *S. damnosum*, mais les exemplaires préimaginaux de cette espèce, sont cependant très rares, ceci étant dû, comme nous l'avons mentionné ci-dessus (p. 142) au manque de nourriture dans le courant. (Citons à ce sujet, les observations de HOLSTEIN, 1953, pour les gîtes de Koulinion et Nasso, et de GRENIER et coll., 1955, pour le Yanaon qui ne mentionnent que de très rares larves et nymphes de cette espèce.)

En fait, les très rares nymphes de *S. damnosum* que nous avons personnellement récoltées n'ont pu nous permettre une étude statistiquement valable des variations de la sex-ratio et nos enquêtes, dans ces trois gîtes ont uniquement porté sur *Simulium medusaeforme elgonense* Gibbins.

— Gîte de Samandéni (cf. fig. 3). Ce gîte, à l'inverse des précédents, présente, du moins à certaines saisons, les trois conditions indispensables au développement de *S. damnosum* : courant de vitesse acceptable pour l'espèce, nourriture suffisante, supports permettant l'installation d'une population préimaginale. La présence de nombreuses formes préimaginale de *S. damnosum* permet donc ici une étude portant sur cette espèce. Dans chaque gîte, les nymphes ont été récoltées sur la végétation aquatique (Hélobiales), sur la végétation basse retombant dans le courant et sur les blocs rocheux situés dans celui-ci à une profondeur convenant à la fixation des formes préimaginale.

Ces récoltes n'ont malheureusement pu, faute de temps, porter sur un cycle annuel complet ; elles ont été néanmoins poursuivies durant la dernière partie de la saison sèche et la première partie de la saison des pluies, ce qui représente des variations importantes des conditions écologiques.

Critique de la méthode :

Cette méthode d'échantillonnage à partir du stade nymphal est-elle valable ?

Nous avons constaté par ailleurs (LE BERRE et coll., non publié) que la durée du développement préimaginal est, pour les femelles, plus longue que pour les mâles, ce qui pourrait déterminer la présence sur les supports d'un plus grand nombre de nymphes de ce premier sexe. Cependant, QUTUBUDDIN (1953) constate que chez *C. fatigans* la différence de durée de développement porte uniquement sur les larves, la durée de vie nymphale étant identique dans les deux sexes. Nous n'avons pu effectuer d'observations personnelles concernant ce facteur, mais, rappelons que nous n'étudions pas ici la sex-ratio en elle-même, mais les variations de celle-ci en fonction des facteurs extrinsèques.

D'autre part, on pourrait penser que la localisation des nymphes, dépendant de l'emplacement des larves au moment de la nymphose, présente des différences liées au sexe, les larves femelles pouvant préférer, du fait de leurs besoins physiologiques plus importants, des endroits plus exposés au courant et recevant une plus grande quantité de nourriture par unité de temps. En fait, il n'en est rien car une enquête portant sur la localisation des nymphes et tenant compte de toutes les possibilités de fixation : végétation (aisselle des feuilles, apex, tiges) et différents emplacements sur les dalles rocheuses n'a pu nous permettre de mettre en évidence une différence significative dans la répartition de chacun des sexes par rapport au courant et aux types de support.

Nous pouvons donc admettre que notre méthode d'échantillonnage est valable et permet l'évaluation des variations saisonnières de la sex-ratio dans une population de Simuliidae.

Provenance	Date	Espèce	Pourcentage de femelles	Total des nymphes examinées
Nasso	Avril 1961	<i>S. medusaeforme</i>	48 %	357
	Mai —	—	49 %	545
	Juin —	—	44 %	900
	Juillet —	—	61 %	536
	Novembre —	—	52 %	177
Koulinion	Mai 1961	<i>S. medusaeforme</i>	36 %	409
	Mai (fin) —	—	34 %	627
	Juin —	—	35 %	95
	Juillet —	—	59 %	44
Yanaon (chutes)	Mai 1961	<i>S. medusaeforme</i>	30 %	180
	Mai (fin) —	—	44 %	118
	Juin —	—	24 %	294
	Juillet —	—	34 %	95
Samandéni	Mai 1961	<i>S. damnosum</i>	35 %	181
	Juin (début)	—	52 %	254
	Juin (fin)	—	49 %	45

Fig. 33. — Variations saisonnières de la sex-ratio des populations de simuliées provenant de plusieurs gîtes préimaginaux (cf. fig. 3).

Résultats : le tableau ci-dessus (fig. 33) résume les observations effectuées dans les 4 gîtes aux différentes saisons :

— d'une manière générale, il apparaît une augmentation du pourcentage des femelles entre les premiers mois d'observations (avril-mai : saison sèche) et le mois de juillet (saison des pluies), le mois de juin pouvant être considéré, du point de vue hydrologique, comme intermédiaire entre les deux saisons.

En ce qui concerne le gîte de Nasso, nous pouvons constater un accroissement assez important du pourcentage de femelles, puisque celui-ci passe de 48 % en avril à 61 % en juillet. En novembre (début de la saison sèche suivante), un nouvel examen nous permet de retrouver approximativement le même pourcentage qu'en avril (52 %).

Cette variation se retrouve également à Koulinion avec cependant un pourcentage nettement plus important de mâles.

Pour le gîte du Yanaon, la proportion toujours faible de femelles semble indiquer que ce gîte ne présente jamais des conditions totalement favorables au développement de cette espèce.

A Samandéni, nous retrouvons, malgré le faible nombre d'individus examinés, la même variation que dans les deux premiers gîtes.

Interprétation :

Nous pouvons, à la lecture de nos résultats, observer une variation de la sex-ratio, variation qui paraît être en relation avec les fluctuations saisonnières des facteurs extrinsèques au niveau des gîtes préimaginaux.

Les facteurs hydrologiques tels que la vitesse du courant ne sont pas en cause puisque, nous l'avons vu, ils sont compatibles avec les exigences des formes préimaginales des deux espèces étudiées. Il paraît donc vraisemblable que la responsabilité de cette variation doive être imputée, ici encore, à la quantité de nourriture disponible dans le courant.

Ce facteur, étant donné les besoins plus importants de la femelle, limiterait partiellement, en fin de saison sèche, le développement larvaire de ce sexe ; le mâle, étant donné ses moindres exigences ne subirait pas, dans la même mesure, cette limitation. On retrouverait donc ici un phénomène identique à celui qu'a pu observer BERGERARD (1958, p. 106) dans ses élevages de *Clitumnus extradentatus* Br., à savoir un accroissement du pourcentage de larves femelles en relation avec l'âge de ces larves, accroissement dû à la mortalité plus grande des individus de sexe mâle.

En saison des pluies, la quantité de nourriture disponible étant suffisante pour le développement des larves des deux sexes, on constate un accroissement de la proportion de femelles.

Peut-être, et contrairement à ce qu'a pu constater QUTUBUDDIN chez *C. fatigans*, cette proportion plus importante de femelles est-elle due à une légère augmentation de la durée de vie nymphale de celles-ci. Cette augmentation se traduirait au niveau des supports par une proportion plus importante de nymphes femelles, ce qui expliquerait, en ce qui concerne ce sexe, les valeurs de la sex-ratio supérieures à 50 %.

En résumé, nous avons pu observer une variation saisonnière de la sex-ratio chez deux espèces éthiopiennes de Simuliidae. Cette variation, qui correspond aux fluctuations saisonnières est vraisemblablement due à une insuffisance de nourriture disponible dans le courant, ce qui se traduit à certaines saisons par une limitation sélective de la densité des formes préimaginales du sexe femelle, plus exigeantes que celles du sexe mâle.

Il est évident que, dans les gîtes présentant à certaines saisons des conditions de nourriture insuffisantes, cette variation de la sex-ratio est susceptible d'influencer la dynamique des populations préimaginales, donc imaginale.

d) Concurrence interspécifique au niveau des supports :

En ce qui concerne la deuxième anomalie enregistrée (cf. ci-dessus, p. 141), à savoir le retard que l'on constate dans l'installation de la population de saison sèche par rapport à la création de gîtes potentiels de basses eaux, nous avons pu effectuer les observations suivantes :

1^{re} observation : elle a eu lieu sur la rivière Dia (fig. 3 et 14), affluent de la Volta noire en aval de Guéna. Cette rivière, qui ne comporte pas de gîtes à *S. damnosum*, coule sur un lit rocheux constitué par les grès tabulaires cambriens. Ce lit rocheux détermine, de place en place, d'importants gîtes préimaginaux à *S. medusaeforme elgonense*, dont les populations larvaires et nymphales, extrêmement denses, tapissent les dalles gréseuses.

— Le 10 décembre 1962, une importante population préimaginale de cette espèce occupe entièrement le gîte.

— Le 20 décembre, au niveau du village de Banfoulagué, à 10 m en aval du point d'eau de ce village, l'importante colonie larvaire a complètement disparu et la traversée de la Dia en ce point est rendue pénible par le fait que la roche est devenue très glissante alors qu'elle ne l'était pas 10 jours auparavant.

Une prospection rapide du gîte situé à 50 m en amont nous permet de ne constater aucun changement dans ce gîte : les larves de *S. medusaeforme elgonense* sont nombreuses, le lit du torrent n'est pas glissant.

C'est donc entre les deux gîtes qu'un élément étranger est venu perturber l'équilibre biocoenotique. En effet, une enquête effectuée dans le village nous permet d'établir, qu'entre les deux observations, la population a « lavé » le mil en fermentation servant à confectionner la bière de mil, en le laissant macérer quelques jours dans les alvéoles créées dans la roche par la violence du courant en saison des pluies (marmites des géants). C'est donc vraisemblablement cette opération qui a déterminé la disparition de la colonie simulidienne.

Des prélèvements effectués sur la roche nous ont par ailleurs permis de constater que celle-ci est, à cette période, entièrement colonisée par une algue filamenteuse (*Spirogyre*), de couleur vert clair, responsable de nos glissades involontaires. Par la suite, des prospections régulières (tous les 10 jours) nous ont permis de constater que cette colonie végétale n'a pas régressé et qu'elle interdit, par manque de possibilités d'accrochage, l'installation des larves de *Simuliidae*.

Signalons que le gîte situé en amont est, durant toute cette période, resté intact. Ce n'est que le 13 mars, soit trois mois après leur disparition, que nous avons pu voir réapparaître, par une des extrémités de la dalle rocheuse, les premières larves de *Simulium* encore ne s'agissait-il pas de l'espèce originelle mais de *Simulium ruficorne* Macq., espèce connue pour son éclectisme. Cette colonie de *S. ruficorne* a prospéré et envahi à son tour la totalité de la dalle rocheuse en même temps que disparaissait le tapis de *Spirogyres*.

Ce n'est que par la suite (fin mars), et vraisemblablement à la faveur de cette première colonisation par une autre espèce, que les larves de *S. medusaeforme elgonense* ont effectué leur réapparition en ce gîte.

En résumé, nous avons pu observer la succession suivante :

— au départ, une population préimaginale de *S. medusaeforme* apparemment en équilibre, peuplant la dalle rocheuse formant le lit de la rivière ;

— l'introduction d'un élément étranger qui, par sa toxicité, élimine cette population larvaire, rompant ainsi l'équilibre de ce biotope ;

— la colonisation du support par une population d'algues *Spirogyres* interdisant par la suite la fixation des larves de *Simulies* ;

— l'apparition dans ce biotope d'une espèce simuliidienne moins exigeante, qui, débutant à une extrémité de la dalle rocheuse, gagne progressivement toute la surface, suivant ainsi la régression de la population végétale, régression qui peut être expliquée, soit par le fait que les larves de *Simulies* se nourrissent de ces algues et les éliminent au fur et à mesure de leur progression, soit que la colonie disparaît pour une autre raison et que les larves ne peuvent repeupler le gîte qu'au bénéfice de cette disparition. Nous n'avons malheureusement pas disséqué ces larves afin de déterminer le contenu de leur tube digestif ; cependant, KELLOG (1901) et POMEROY (1916) (ces deux références *in* GRENIER 1948), ont pu mettre en évidence, dans le tube digestif de larves de *Simulies*, des algues appartenant justement au genre *Spirogyra*. Il est donc possible que la progression des *Simulies* s'effectue par « broutage » des algues du support.

— à la faveur de cette disparition de l'élément végétal, la réoccupation du gîte par les larves de la première espèce occupante, mais cela assez longtemps après.

2^e observation :

Cette observation a été effectuée au cours de l'année 1963 sur une petite cascade située à proximité de Mondon (fig. 3 et 14), qui héberge habituellement une population de *Simulium vorax* Pom. Au début de la saison sèche, le courant de cette cascade diminue au point de se séparer en deux filets d'eau d'aspect analogue. Au cours d'une de nos prospections, nous avons pu constater qu'un de ces filets d'eau était envahi par une population très dense d'algues vertes identiques à celles de notre première observation (*Spirogyres*). Or, cette population végétale interdit, comme dans l'exemple précédent, l'installation de formes préimaginale de *S. vorax*, alors que l'autre partie du courant, distante de 20 cm, libre de *Spirogyres*, comporte une population préimaginale normale de cette espèce simuliidienne.

Ces deux exemples nous ayant montré que l'introduction d'un élément étranger est susceptible, en rompant l'équilibre d'un gîte, d'interdire la fixation des larves et des nymphes de *Simuliidae*, nous avons entrepris, sur un gîte à *S. damnosum* une observation suivie, afin de déterminer si, dans le cadre des variations naturelles du biotope, un facteur de cet ordre ne pourrait expliquer les anomalies observées dans les variations saisonnières de population.

3^e observation :

La rivière Plandi traverse à Lanvièra (11°15 N. - 4°55 O., fig. 3) un seuil rocheux qui constitue un élément favorable à l'installation de *S. damnosum* ; en effet, la courbe annuelle de captures enregistrée en ce point est identique à celle de Guéna et Niéritié (fig. 32, A et B) et fait apparaître un sommet de saison des pluies et un sommet de saison sèche. La présence en cet endroit d'une échelle de crue, nous a permis de suivre de manière rigoureuse la décrue de la Plandi dès le mois d'octobre 1963 et nous avons pu mettre en évidence l'existence de supports favorables à *S. damnosum* à partir des pre-

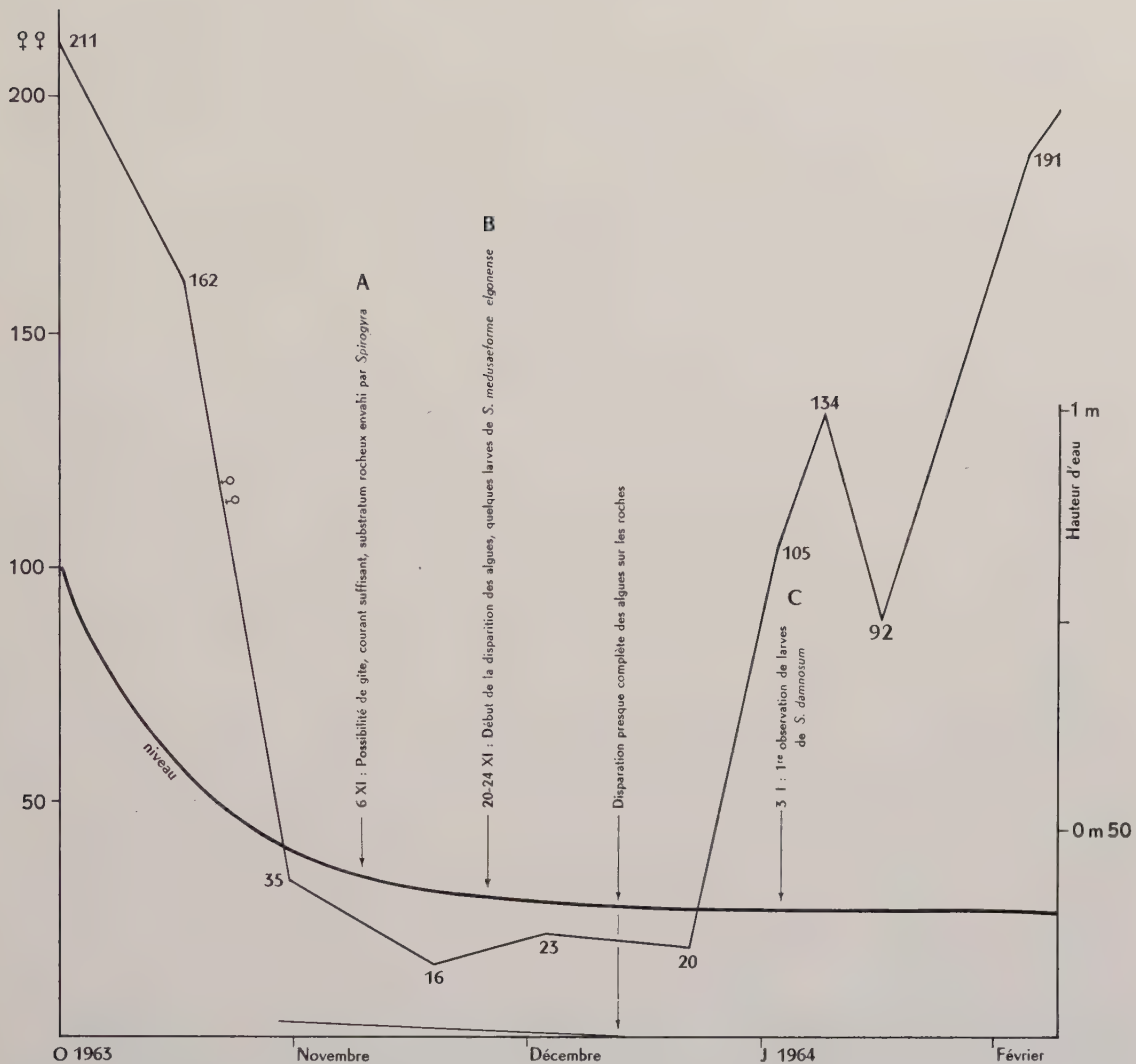


Fig. 34. — Courbe de captures de femelles de *S. damnosum* à Lanviéra d'octobre 1963 à février 1964 ; variations du niveau du cours d'eau ; présence et disparition des algues *Spirogyres*.

miers jours de novembre (fig. 34), ceci jusqu'au début de la saison des pluies suivante (mai 1964). Ces supports sont en grande majorité constitués par des dalles gréseuses ainsi que des blocs de latérite disséminés dans le courant ; il existe en ce gîte très peu de supports végétaux susceptibles de permettre l'installation de *S. damnosum*. La courbe enregistrée en ce point est le résultat de nombreuses captures effectuées au même emplacement, à l'abri du soleil, par la même équipe de captureurs. Chacun des points de cette courbe représente la moyenne de trois journées de captures successives, cette technique permettant d'éliminer le plus possible les fluctuations accidentelles dues aux variations subites des conditions climatologiques (pluie, vent) particulièrement fréquentes en cette saison de transition.

Simultanément, des observations concernant les populations préimaginales étaient effectuées en de nombreux points répartis au hasard sur toute la surface du gîte potentiel.

Résultats :

Les captures de femelles montrent :

— une décroissance extrêmement rapide de la population, due à la suppression du gîte de hautes eaux (1^{re} partie de la courbe : mois d'octobre) ;

— un palier d'une durée approximative de deux mois, durant lesquels les captures sont extrêmement faibles, eu égard à l'importance du gîte potentiel (mois de novembre et décembre) ;

— une recrudescence, très rapide également, de la population imaginale à partir de la fin décembre.

Ceci nous montre que, malgré l'existence d'un gîte potentiel dès le début de novembre (point A, fig. 34), et compte tenu du délai nécessaire au développement préimaginal, il existe, durant deux mois, une interruption de population identique à celle qui apparaît sur la courbe de capture des femelles au pont de Guéna (fig. 32, B). La température de l'eau diminue sensiblement à cette période de l'année, mais n'est pas suffisante à expliquer, par un ralentissement du développement préimaginal, cette quasi-disparition. En effet, durant les trois premières semaines suivant l'apparition des gîtes de basses-eaux, nous n'avons pu constater la présence d'*aucune* forme préimaginale de Simuliidae, malgré une observation minutieuse des emplacements pouvant héberger celles-ci.

Par contre, ces emplacements sont, comme dans les deux exemples précédents, entièrement colonisés par des algues filamenteuses (*Spirogyra*) dont la prolifération rend impossible la fixation des larves. Ces algues, extrêmement abondantes dès l'apparition des gîtes du niveau inférieur, commencent à disparaître fin novembre (point B, fig. 34) et, c'est à cette période que nous voyons apparaître les premières larves de Simuliidae. Ici encore, il ne s'agit pas de *S. damnosum*, mais de *S. medusaeforme elgonense* et de *S. cervicornutum*, qui, en période normale, peuplent certains points de ce gîte. Par la suite, ces premières populations s'étendent et peuplent la plupart des emplacements rocheux favorables à la fixation.

Ce n'est qu'au début de janvier (3 janvier 1964) (point C, fig. 34) que nous avons pu mettre en évidence les premières larves de *S. damnosum*. Le fait que la recrudescence de la population imaginale ait débuté avant que nous ayons pu mettre en évidence les formes larvaires provient vraisemblablement du fait que les femelles capturées sont issues des gîtes amont qui, étant donné la distance et le manque de pistes d'accès, n'ont pu être suivis de manière rigoureuse.

Simultanément, une prospection rapide du gîte de Guéna nous a révélé également une population importante de *S. medusaeforme elgonense* avant le repeuplement par *S. damnosum*.

Cette observation nous donne donc l'explication de l'interruption exagérément longue que nous avons pu observer l'année précédente au pont de Guéna, interruption qui paraît d'ailleurs être la règle pour tous les cours d'eau de cette zone comportant une variation annuelle bimodale des populations de *S. damnosum*.

4^e observation :

Cette dernière observation a été effectuée sur le gîte de la Léraba (150 km S.-S.O. de Bobo-Dioulasso, fig. 4), que nous avons détruit artificiellement afin d'étudier le vieillissement de la population imaginale résiduelle (cf. longévité, p. 117). Nous avons présenté

ci-dessus le détail de l'expérimentation ainsi que les résultats obtenus, et ne rappellerons ici que les dates d'épandages insecticides :

1 ^{er} épandage :	10 février 1964		
2 ^e — :	20 — —		
3 ^e — :	1 ^{er} mars —		
4 ^e — :	12 — —		

Le 12 février, soit deux jours après le premier épandage, nous avons pu observer le début du peuplement des algues (*Spirogyra*) qui ont gagné rapidement toute la surface du gîte, qu'il s'agisse des blocs latéritiques constituant le radier effondré ou des supports végétaux immergés.

A la faveur des épandages ultérieurs, cette population végétale a pu se maintenir sur les supports, ceci malgré la présence de nombreuses femelles qui, provenant du gîte amont, ont la possibilité de repeupler le gîte (chap. III : dispersion, p. 99 ; longévité, p. 118).

Ce n'est que le 25 mars, soit treize jours après le dernier épandage, que nous avons pu mettre en évidence une ponte de *Simulie* sur une feuille baignant dans le courant et recouverte également d'algues filamenteuses.

Le 9 avril, soit 28 jours après le dernier épandage, nous avons pu observer la présence de quelques nymphes de *S. adersi* et d'une nymphe de *S. damnosum*.

Enfin, le 30 avril, soit cinquante jours après le 4^e et dernier épandage, les supports végétaux constituant une partie du gîte étaient entièrement recolonisés par une importante population de *S. damnosum*. Cette observation nous permet de retrouver le même phénomène que dans les trois exemples précédents, à savoir que la suppression accidentelle ou naturelle de la population préimaginale simuliennne provoque immédiatement le peuplement des supports par une population d'algues *Spirogyres*.

Dans cet exemple, le repeuplement du gîte s'est effectué par *S. adersi* et simultanément, *S. damnosum*. Notons cependant que *S. adersi* est généralement d'une extrême rareté dans ce gîte, et le fait d'en récolter en plus grande abondance que *S. damnosum* constitue une preuve supplémentaire que le repeuplement primaire d'un gîte s'effectue par une espèce plus ubiquiste que l'espèce peuplant celui-ci en temps normal.

Compte tenu de la durée de développement préimaginal, le fait de retrouver des nymphes 28 jours après le dernier épandage prouve que le peuplement par les *Simulies* s'est effectué plus rapidement que dans les exemples précédents. Ceci est certainement dû au fait que les algues filamenteuses disparaissent plus rapidement des supports végétaux que des supports rocheux.

Pour quelle raison la population de *Spirogyres* peuple-t-elle les gîtes de basses-eaux avant la population simuliennne ?

Étant donné que ces algues sont des Chlorophycées, organismes dont le développement nécessite le rayonnement solaire, il est difficile d'admettre qu'elles ont mis à profit la période durant laquelle le niveau de l'eau est à son maximum pour peupler les gîtes de basses-eaux. En effet, le courant est, à cette époque, très boueux ce qui interdit la pénétration en profondeur du rayonnement nécessaire à l'assimilation chlorophyllienne. Nous sommes donc ici en présence de deux populations (algues et simulies) qui ont la nécessité absolue de vivre en surface : lors de l'abaissement du niveau, les gîtes potentiels de basses-eaux sont libres d'algues et les femelles de *Simulies* ont la possibilité de pondre dans ces gîtes. Le fait que l'occupation primaire des surfaces libres débute par les algues provient donc de ce que celles-ci ont un développement plus rapide que les *Simulies*. En effet, nous avons vu qu'en deux jours, la presque totalité

d'un gîte était recouverte d'algues, ce qui est inférieur à la durée d'incubation des œufs pondus par les femelles. L'occupation des surfaces d'accrochage se fait donc alors que les larves ne sont pas encore écloses, ce qui est confirmé par notre observation de la Léraba (p. 151), où nous avons pu découvrir une ponte de *Simulium* sous une épaisse couche d'algues.

Ce phénomène d'interférence interspécifique est-il général?

DALMAT (1955, p. 35) a pu constater que les algues empêchaient parfois le développement des formes préimaginales d'espèces néotropicales.

BARNLEY (1954) et WANSON (*in* LEBRUN, 1954) ont également observé l'occupation des supports par les algues après passage des solutions larvicides.

LEWIS (1956 b), dont nous avons ci-dessus cité la référence, estime également que les algues jouent un rôle important dans l'équilibre des populations simuliidiennes.

CRISP (1956, pp. 83 et 91) attribue un rôle important aux populations d'algues qui, peuplant les supports disponibles, limitent mécaniquement l'importance des populations simuliidiennes.

Des observations personnelles ultérieures nous ont également permis d'observer ce peuplement des surfaces de fixation en différents points du fleuve Bandama (Côte d'Ivoire) :

— il est nettement visible, à Tiassalé, en zone forestière, où les arêtes rocheuses qui constituent les gîtes de basses-eaux du Bandama sont, à la décrue, recouvertes de cette couche de Spirogyres qui retient au passage les détritiques, limons, etc... et donne, au fleuve, à cette époque de l'année, un aspect particulier.

— sur ce même fleuve, mais plus en amont, à Béoumi (7°30 N. - 5°40 O.). BRENGUES (comm. person.) a pu retrouver le même phénomène en période de décrue.

Précisons qu'il existe à ce sujet une différence essentielle entre les points d'accrochage rocheux et les supports végétaux. Ces derniers, s'ils sont recouverts, comme nous le montre notre quatrième exemple (Léraba), par cette pellicule d'algues, l'éliminent beaucoup plus rapidement que ne le fait le substratum rocheux. Effectivement c'est surtout dans les gîtes qui présentent une majorité de supports de ce dernier type que l'on retrouve de manière sensible ce retard de population de saison sèche.

En conclusion, nous estimons que ce phénomène est intéressant à plusieurs titres :

— du point de vue épidémiologique, nous verrons dans notre conclusion générale que, dans certaines zones bioclimatiques, notamment dans toute la zone de savane guinéenne, la population simuliidienne de saison sèche est responsable des lésions graves dues à l'Onchocercose. Le retard apporté à l'installation de cette population est donc susceptible, en limitant celle-ci dans le temps, de réduire sensiblement le contact hôte-vecteur, donc l'intensité de l'infestation individuelle (LE BERRE et coll., 1964) ;

— du point de vue de la lutte contre *S. damnosum*, il est possible, étant donné les observations présentées dans notre dernier exemple (Léraba), d'envisager soit un allongement des intervalles entre les épandages insecticides, soit même, sous réserve d'observations continues, un arrêt de ces traitements durant une période plus ou moins longue.

— Enfin, en ce qui concerne un point de vue plus fondamental, ce phénomène nous permet de dégager les conclusions suivantes :

la succession des espèces en période de peuplement des gîtes constitue un phénomène biologique intéressant par le fait que, dans un gîte donné, c'est une espèce possédant des exigences écologiques moins strictes que l'espèce originelle qui assure le repeuplement primaire, celle-ci n'apparaissant qu'après.

Exemples :

- gîte à *S. medusaeforme elgonense* repeuplé par *S. ruficorne* ;
- gîte à *S. damnosum* repeuplé par *S. medusaeforme elgonense*, *S. cervicornutum* et *S. adersi*.

Ces observations constituent un exemple supplémentaire de ce que peut provoquer une rupture d'équilibre au sein d'une coenobiose :

— rupture d'équilibre accidentelle dans les exemples de Banfoulagué (substances toxiques issues du mil fermenté provoquant le décrochement des larves de leur support), et de la Léraba (traitement insecticide tuant les larves ou provoquant ce même décrochement) ;

— rupture d'équilibre naturelle ou périodique dans les autres exemples (abaissement rapide du niveau du cours d'eau).

D'autre part, étant donné qu'il ne saurait être envisagé de concurrence alimentaire entre les populations animale (larves de Simuliidae) et végétale (algues du genre *Spirogyra*), nos observations rejoignent celles de DRACH qui écrivait, en 1950 : « Le recouvrement total des fonds rocheux par les épibioses du premier degré implique pour la faune et la flore benthiques sessiles, un facteur limitant différent de ceux qui interviennent pour les autres catégories écologiques du monde océanique. Pour celles-ci le freinage des populations est dû, soit à des incompatibilités de milieu (salinité, température), soit le plus souvent à une limitation du stock alimentaire. Ici, au contraire, le facteur primaire de limitation est le manque de place ;... ». C'est aux mêmes conclusions que nos observations nous permettent d'aboutir : le manque de place sur les supports nécessaires à la fixation des formes préimaginales, peut constituer un facteur limitant la densité de population imaginale des Simuliidae en général et, particulièrement, de *S. damnosum*.

e) Facteurs anthropiques.

L'homme peut, volontairement ou involontairement, modifier les conditions de vie des populations simuliidiennes et influencer de ce fait sur la dynamique de ces populations.

Modifications des facteurs hydrologiques :

— La création de nombreuses retenues d'eau, qu'il s'agisse des modestes barrages destinés à l'irrigation locale ou à la pêche (installation de claies en travers du courant) ou d'ouvrages de plus grande importance (barrages destinés à créer des réservoirs d'eau dans les régions sèches, par exemple), peut provoquer la création de conditions convenant au développement des stades préimaginaux de l'espèce (accélération de la vitesse du courant, stabilisation du niveau) ; le meilleur exemple en est certainement la remontée, en Haute-Volta, de la limite septentrionale de *S. damnosum* d'une centaine de kilomètres en quelques années.

En effet, la création de nombreux barrages a permis, grâce à l'accélération artificielle provoquée aux déversoirs, ainsi qu'au niveau constant du courant durant une période assez longue, l'installation de populations extrêmement importantes de *S. damnosum*.

— Il en est de même en ce qui concerne les radiers, chaussées submersibles servant de passage aux populations humaines, qui provoquent également une modification, favorable à l'espèce, des conditions de gîte ; ces constructions déterminent la présence d'importantes populations préimaginales sur les supports constitués par les blocs rocheux et la végétation buissonnante qui ne tarde pas à border l'ouvrage.

Modifications directes du biotope :

— L'homme en modifiant la coenobiose du cours d'eau peut provoquer un déséquilibre défavorable aux populations préimaginales de Simuliidae ; l'exemple de Banfoulagoué que nous avons exposé en détail ci-dessus constitue à ce sujet une bonne illustration.

Cet état de choses n'est pas aussi exceptionnel qu'il pourrait paraître ; c'est ainsi que nous avons pu constater à maintes reprises que les populations indigènes utilisent, pour la pêche, un poison de fabrication locale (plantes à roténone) qui, s'il détruit le poisson, n'est certainement pas sans influence sur les populations préimaginales de Simulies.

Il convient également de mentionner l'action de l'insecticide qui peut agir :

- en détruisant directement la population larvaire ;
- en provoquant une libération des supports par décrochage des larves, libération mise immédiatement à profit par les populations d'algues filamenteuses (cf. ci-dessus).

Dans un sens tout à fait opposé, les exemples ne manquent pas de campagnes insecticides après lesquelles on a pu assister, très rapidement, à une recrudescence des espèces traitées, les prédateurs limitant ces espèces ayant été détruits (voir à ce sujet LAIRD, 1963). Ces différents exemples nous montrent donc qu'il convient de tenir compte, en ce qui concerne la dynamique des populations préimaginales, de l'influence de ces facteurs anthropiques volontaires ou accidentels.

B. Facteurs influençant la dynamique des populations imaginales.

En dehors des différents facteurs conditionnant, par leur influence sur les populations préimaginales, les variations saisonnières de l'espèce, il existe d'autres éléments qui, par leur influence directe sur les populations imaginales, peuvent se répercuter sur la densité de celles-ci.

1° *Dispersion.*

Les variations saisonnières observées dans la dispersion des populations de femelles (cf. ci-dessus : p. 104), interférant avec les variations de densité de celles-ci, sont susceptibles d'introduire une cause d'erreur en ce qui concerne l'estimation de la densité des femelles provenant d'un gîte préimaginal donné.

Le meilleur exemple que l'on puisse présenter afin d'illustrer ce phénomène est, sans conteste, celui de Guéna (fig. 17, A) : Si l'on se réfère à la courbe annuelle de captures, la conclusion immédiate est que la population de femelles de saison sèche est plus importante que celle de saison des pluies.

Cependant, si l'on tient compte de la dispersion intensive qui apparaît à cette dernière saison (chap. III : dispersion, fig. 14, A) il apparaît que la population imaginale issue de la série de gîtes de Guéna durant la saison des pluies est très nettement supérieure à celle de la saison sèche, ceci sans qu'il nous soit possible d'évaluer cette différence de manière absolue.

D'autre part, il apparaît en toute saison une dispersion parallèle au cours d'eau. La courbe ci-jointe (fig. 35) montre les variations saisonnières des populations imaginales enregistrées à la Léraba (fig. 4, point B) ; elle présente les caractères suivants : — une densité de population très importante de décembre à mars (saison sèche) ; — durant la saison des pluies une population fluctuante de moindre importance. Simultanément, les

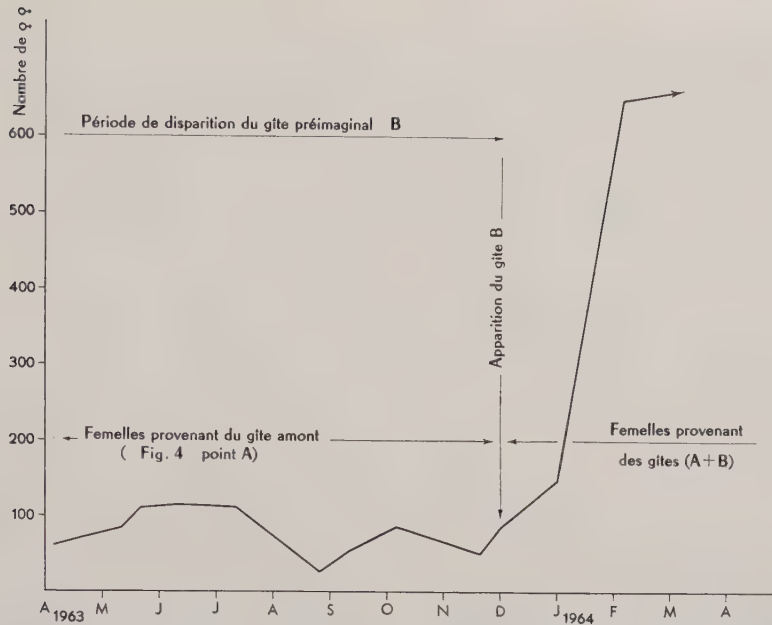


Fig. 35. — Courbe de captures de femelles de *S. damnosum* à la Léraba, d'août 1963 à février 1964 (cf. fig. 4).

observations effectuées sur le régime hydrologique de cette partie du cours de la Léraba ont pu mettre en évidence les points suivants : — le gîte situé au niveau du pont (point B) est un gîte du type de Samandéni (p. 137) avec apparition en saison sèche d'un seuil rocheux (radier artificiel) déterminant une très importante population préimaginale.

En saison des pluies par contre ce gîte est noyé sous une grande profondeur d'eau qui est normalement de 8 m mais peut dépasser 12 à 13 m les années de fortes précipitations. Le courant en crue ne présente pas les conditions nécessaires à *S. damnosum* et il n'existe donc pas de gîte en ce point durant la saison des pluies. Cependant, à 7 km en amont de ce premier gîte, existe un emplacement de type Guéna qui présente une variation annuelle bimodale (fig. 4, point A). Les femelles capturées au pont de la Léraba durant la saison des pluies proviennent donc de ce gîte amont, ainsi que nous l'avons d'ailleurs prouvé ci-dessus (p. 99).

La population imaginaire capturée au pont de la Léraba est donc constituée de femelles provenant : — soit du gîte lui même ; — soit du gîte situé en amont.

Ces deux exemples nous montrent que les variations saisonnières concernant la dispersion des femelles peuvent avoir une grande influence, non pas tant sur la dynamique des populations en elle-même que sur l'interprétation de cette dynamique.

2° Sources de nourriture pour la femelle.

Afin de donner une explication à l'absence des femelles de *S. damnosum* sur certains cours d'eau du Libéria présentant apparemment des conditions de gîte préimaginal convenables pour l'espèce, LEWIS (1960 b, p. 219) invoque l'absence, près de ces cours d'eau, de possibilités de repas sanguin permettant aux femelles d'amener leur ponte à maturité. L'auteur suggère, à l'appui de son hypothèse, qu'une végétation abondante isole les populations humaines des femelles de Simulies et que cette région est, de plus, très pauvre en faune sauvage.

Personnellement, nous n'avons jamais pu observer d'emplacements apparemment favorables au développement préimaginal de *S. damnosum* qui ne contenaient pas, du moins à certaines saisons, une population plus ou moins abondante de cette espèce, à l'exception (cf. ci-dessus, p. 142) des points où il manquait une nourriture suffisante au développement larvaire. Peut-être le manque de sources de repas sanguin a-t-il une influence sur les populations de *S. damnosum*, mais les exemples présentés par LEWIS ne seraient-ils pas plutôt dus à d'autres facteurs : manque de nourriture préimaginale, rareté saisonnière, etc. ?

En outre, cet auteur invoque comme preuve de rareté ou d'absence de l'espèce, l'installation d'une habitation de planteurs à proximité des gîtes potentiels. A notre avis, ceci ne constitue pas une preuve absolue et nous pourrions présenter de multiples exemples d'habitations, de plantations, voire d'un laboratoire, installés à proximité de cours d'eau présentant, à certaines saisons, de nombreux gîtes préimaginaux produisant une population considérable de femelles (plus de 2.000 femelles/jour/capteur). Cette installation peut avoir pour cause : — soit la nécessité d'un point d'eau permanent constitué par le cours d'eau lui-même, et c'est notamment le cas du laboratoire d'Écologie de Lamto et des nombreuses plantations bordant le Bandama ; — soit, et c'est très fréquent, la recherche d'un emplacement pittoresque, l'installation à proximité de rapides, chutes, cascades, ayant un attrait bien compréhensible mais, hélas, chèrement payé par la suite.

Ce problème du manque de nourriture sanguine nécessaire à la maturation des œufs paraît donc, dans l'état actuel de nos connaissances, ne pas avoir de solution : il semble cependant que, mis à part les cas présentés par LEWIS, ce facteur, étant donné le pouvoir de dispersion des femelles, n'influence guère la dynamique des populations de *S. damnosum*.

3° Facteurs anthropiques.

Ces facteurs sont examinés en détail dans le paragraphe consacré à la dispersion (chap. III : p. 99)

4° Parasites. Prédateurs.

Nous avons cru bon de grouper ici ce qui concerne les formes préimagineales (Mermithidae) et les adultes (Mermithidae, *O. volvulus*).

a) Parasites :

— Mermithidae : l'influence de ce Nématode sur le développement des formes préimagineales est mal connue, du moins pour *S. damnosum*. Étant donné son effet inhibiteur du développement ovarien, il est permis de penser que cette forme de parasitisme limite, dans une certaine mesure, la fécondité globale d'une population de femelles. Cependant, du fait de l'extrême fécondité de celles-ci, il est vraisemblable que ce parasite n'a pas une influence importante sur la densité des populations simulidiennes, à l'exception peut-être de certaines zones dans lesquelles le pourcentage des femelles parasitées est très élevé.

— *O. volvulus* : Ce parasite ne possède aucun effet inhibiteur du développement ovarien. Il ne pourrait donc influencer la dynamique des populations qu'en limitant la durée de vie de la femelle (chap. III : longévité, p. 127).

Cependant, étant donné le faible taux d'infestation, ce facteur n'a qu'une très faible influence sur la dynamique des populations.

— Autres parasites : aucune observation n'a pu être effectuée concernant les autres parasites rencontrés chez *S. damnosum*. Étant donné leur rareté, il est néanmoins possible d'émettre ici la même conclusion que pour *O. volvulus*.

b) Prédateurs.

Aucune observation n'a été effectuée sur les prédateurs des larves. Il est cependant certain qu'ils jouent un rôle important dans la dynamique des populations préimaginales, et de nombreuses références existent dans la littérature concernant ce phénomène (cf. GRENIER, 1948).

Étant donné le petit nombre d'observations figurant dans la littérature (voir BALAY et GRENIER, 1964), l'influence des prédateurs des imagos dans la limitation des populations de *S. damnosum* peut être considérée comme négligeable.

III. DISCUSSION

A. Types de variations de population.

A partir des différentes observations présentées ci-dessus, il est possible de séparer nettement trois types de variations annuelles de population :

1° *Variations synchrones avec le niveau de l'eau* (fig. 36, A et pl. III, A) :

Elles apparaissent dans nos exemples de Tiassalé et de Ziou, ainsi que dans les observations de GIBBINS (1933) et de LEWIS (1953) sur le Nil, de WANSON et HENRARD (1944) sur le Congo, de FAIN (1950) et de CROSSKEY (1955). Ce synchronisme est dû au fait que le niveau du cours d'eau s'élève sans que la vitesse du courant ne diminue suffisamment pour interdire l'installation des populations préimaginales de l'espèce. Les supports sont, dans ce cas, constitués principalement par les branches de la végétation bordant le lit du cours d'eau, la quantité de végétation immergée déterminant la densité de population simulidienne.

En saison sèche, en période de basses-eaux, deux modalités se présentent :

- les conditions nécessaires au développement préimaginal subsistent (exemple de Tiassalé) et déterminent alors une population préimaginale fixée soit sur les dalles rocheuses constituant le lit, soit sur la végétation basse (fig. 30, A) ;
- les conditions nécessaires au développement disparaissent (exemple de Ziou) ce qui se traduit par une interruption totale de la population provenant du gîte (fig. 30, B).

2° *Variations inverses* (fig. 36, B et pl. III, B).

Les conditions de développement préimaginal n'existent que durant la saison sèche, lorsque le cours d'eau s'est stabilisé au niveau inférieur.

Exemples : Samandéni, sur la Volta noire ainsi que les observations de CRISP (1956) sur le même fleuve, plus en aval, et de TENDEIRO (1963) en Guinée portugaise.

Ce type de variations apparaît dans les conditions suivantes : le cours d'eau traverse un seuil rocheux qui détermine, à l'étiage, une rupture de pente, donc un accroissement local de la vitesse du courant. Ce seuil rocheux présente en outre des possibilités de fixation pour la population préimaginale : roche elle-même ou végétation basse.

En période de crue, le cours d'eau s'étale généralement dans une large plaine d'inondation et la vitesse du courant :

- n'est plus compatible avec les exigences minima de l'espèce ;
- est encore compatible, mais limite la densité de population.

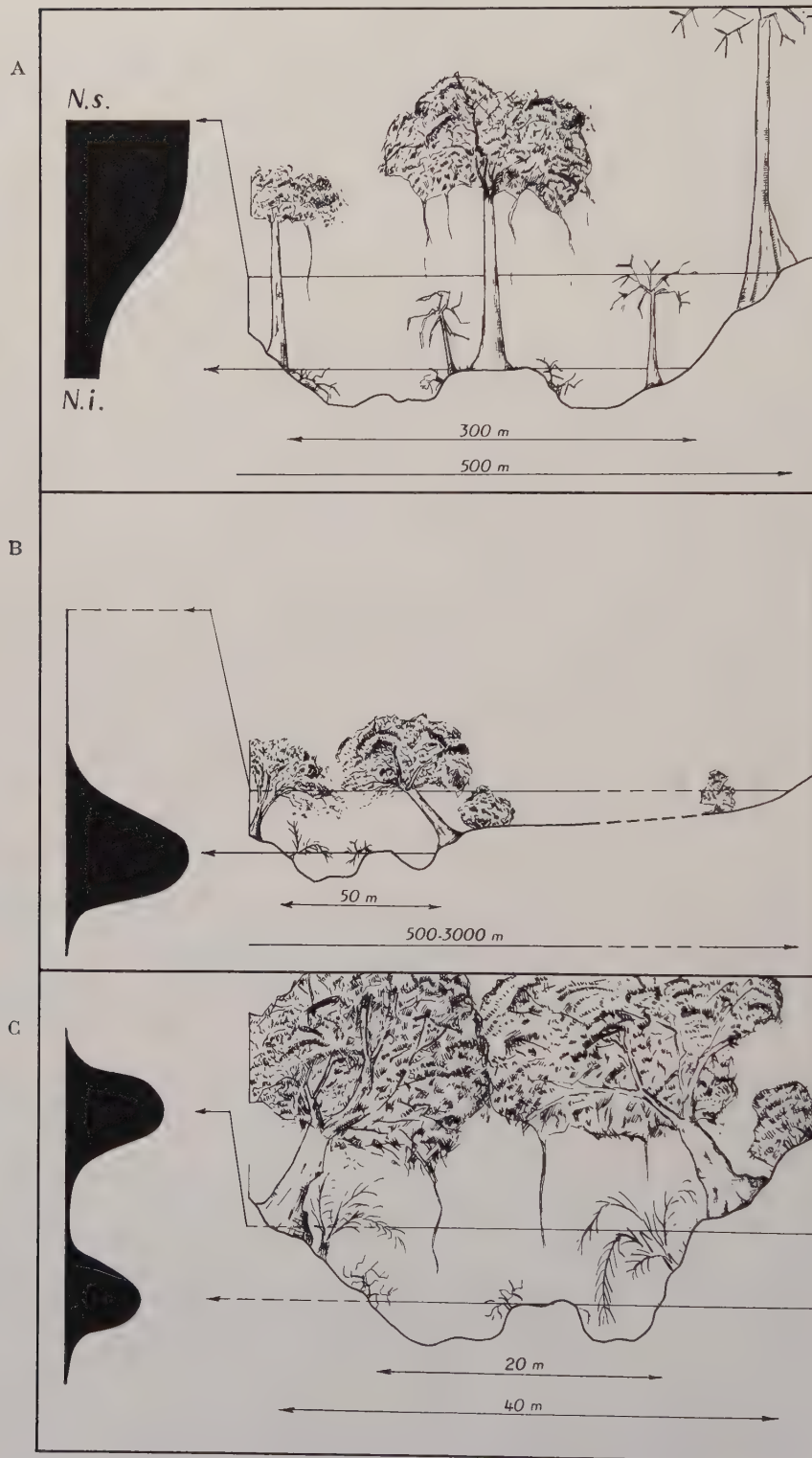


Fig. 36. — Courbe montrant les trois grands types de variations annuelles de populations de *S. damnosum* en fonction des fluctuations du régime hydrologique au niveau des gîtes préimaginaux; A. Bandama à Tiassalé (Côte d'Ivoire); B. Volta noire à Samandéni (Haute-Volta); C. Volta noire au pont de Guéna (Haute-Volta).



A



A



B



B



C



C

Planche 3. — Illustrant les schémas de la figure 36 : A. Bandama à Tiassalé (en crue et à l'étiage), B. Volta noire à Samandéni (en crue et à l'étiage), C. Guénako en amont du pont de Guéna (cf. fig. 3) (en crue et à l'étiage).

3° *Variations bimodales* (fig. 36, C et pl. III, C).

Exemples : Bassins supérieurs de la Comoë et de la Volta noire : c'est une synthèse des deux cas précédents. Il est, ici, particulièrement intéressant de noter que ce phénomène a été également observé en Amérique centrale par DALMAT (1955) pour *S. ochraceum* dans les cours d'eau torrentueux (« juvenile streams » de l'auteur), du même type que les cours d'eau africains mentionnés ci-dessus. Les facteurs qui conditionnent ce type de variations sont les suivants :

— une pente assez prononcée déterminant, toute l'année, une vitesse de courant suffisante.

— la présence permanente de supports ; en saison sèche ces supports sont constitués par le fond rocheux du torrent et la végétation aquatique ou retombante ; en saison des pluies, ils sont constitués essentiellement par la végétation retombante ou immergée.

Ces trois types de variations saisonnières peuvent exister sur le même cours d'eau, les deux premiers se présentant sur les biefs moyens ou inférieurs, le troisième type ne se rencontrant que dans la partie supérieure du cours. Des variations d'une année sur l'autre peuvent également se manifester sur le même gîte, comme nous le montre l'exemple de Samandéni (fig. 31, A et B).

Nos observations montrent également que, plus le cours d'eau est important, moins les fluctuations saisonnières sont amples et tranchées ce qui rejoint les observations de CROSSKEY (1955).

Ceci provient du fait que lorsque le cours d'eau est important, les variations de niveau propres à chaque bief du cours d'eau principal ou de ses affluents, s'annulent et n'apparaissent pas dans la fluctuation générale ; la variation saisonnière de niveau est donc lente, sans à-coup, et permet l'installation de populations préimaginales, les larves ayant la possibilité d'effectuer une migration verticale sur leur support afin de se trouver constamment dans les conditions optima.

Au contraire, nous avons pu voir que les fluctuations de niveau, sur le cours supérieur des cours d'eau, sont très brutales (exemple de Guéna) ; les larves n'ont donc pas le temps d'effectuer les migrations rapides et continues qui seraient nécessaires à leur maintien à la profondeur voulue ; d'autre part, les imagos qui éclosent sont entraînés par le courant et n'ont vraisemblablement pas la possibilité d'émerger dans de bonnes conditions.

B. Remarque.

Il nous a semblé intéressant d'appliquer les résultats présentés ci-dessus aux espèces dont les formes préimaginales vivent fixées sur d'autres arthropodes (larves et nymphes d'éphémères, crabes d'eau douce) ; (pour tout ce qui concerne ce phénomène, se reporter aux travaux de GRENIER et MOUCHET, 1958, de LEWIS, 1960 a et de GRENIER, GERMAIN et MOUCHET, 1965).

1^{re} condition :

Nous avons vu que les variations de niveau constituaient, surtout dans les cours d'eau torrentueux, le principal facteur limitant les populations à certaines saisons. Le fait que les larves ou les nymphes de Simulies se fixent sur des supports mobiles et toujours orientés de la même manière, élimine cette cause de limitation, l'hôte ayant la possibilité de choisir la profondeur souhaitable pour lui-même et pour son commensal.

Ce premier facteur limitant est donc, comme pour les exemples de gîtes flottants cités ci-dessus (p. 141), totalement éliminé.

2^e condition :

Ici encore, l'hôte n'étant pas fixé, il peut se déplacer et choisir les emplacements où la vitesse du courant correspond à ses besoins propres. Le fait que, dans un courant, les larves de *Simulies* se trouvent toujours sur des hôtes spécifiquement définis, participe de la même explication que ci-dessus : concordance entre les exigences de l'hôte et de son commensal.

Étant donné que, dans le type de cours d'eau fréquenté d'une manière générale par les espèces fixées sur arthropodes (cours d'eau « juvéniles » suivant la classification de ELISEWITCH, in DALMAT, 1955), il existe de façon quasi permanente des emplacements où la vitesse de courant est suffisante, ce second facteur limitant est donc en partie éliminé.

3^e condition :

L'hôte et son commensal étant tous deux détritophages il existe ici encore une concordance dans les besoins des deux formes. A ceci s'ajoute le fait que la larve de similie utilise les restes de nourriture laissés par l'hôte (MARLIER, 1950 et GRENIER et MOUCHET, 1958). Ce troisième facteur limitant est donc, du moins dans une certaine mesure, également éliminé.

Le fait que des formes préimaginales d'autres espèces puissent survivre dans le même courant, fixées à la végétation ou aux blocs rocheux, donc soumises aux facteurs limitants normaux, peut tout simplement signifier qu'elles ont des exigences écologiques moins strictes.

Les espèces fixées sur arthropodes seraient donc des espèces très exigeantes, ne pouvant se maintenir que grâce à cet artifice, dont le but serait en définitive d'esquiver les facteurs qui limitent ordinairement la dynamique des populations préimaginales de *Simulies*.

Il ne s'agit évidemment ici que d'une hypothèse de travail qui demanderait à être confirmée par une expérimentation suivie.

CONCLUSIONS AU CHAPITRE III

Le tableau ci-après (fig. 37) résume les observations que nous avons présentées ci-dessus et fait ressortir les différents facteurs extrinsèques et intrinsèques qui influencent la dynamique des populations de *S. damnosum*, ainsi que les inter-actions existant entre ces facteurs. Ceux-ci sont de deux ordres, selon qu'ils conditionnent l'existence des populations ou qu'ils n'influent qu'après coup sur la densité de celles-ci :

I. FACTEURS CONDITIONNANT L'EXISTENCE DES POPULATIONS

a) Supports nécessaires à la fixation des formes préimaginales.

Ils sont de deux types :

- supports végétaux (végétation aquatique ou immergée) ;
- supports rocheux (naturels ou artificiels).

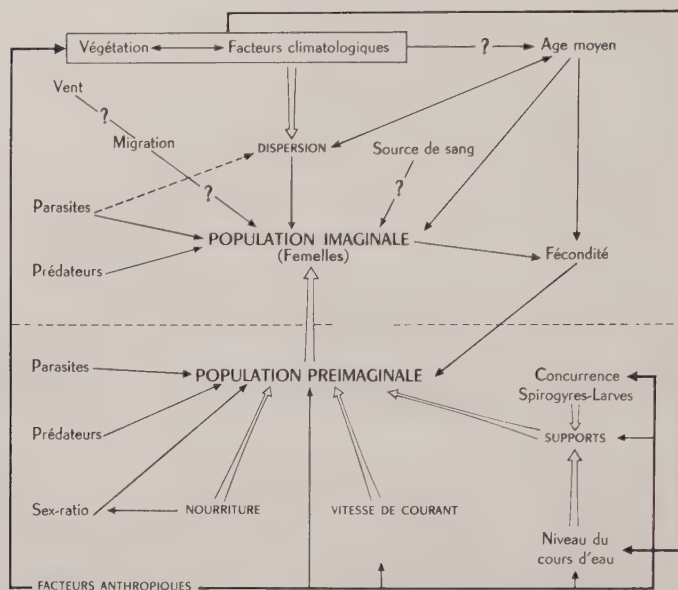


Fig. 37. — Facteurs influençant la dynamique des populations de *S. damnosum* (les facteurs limitants absolus sont figurés par une double flèche).

Les profondeurs tolérées par les larves de *S. damnosum* n'ont pas fait l'objet d'études particulières, mais semblent assez strictes ; en effet, alors que nous avons pu récolter des larves et nymphes de *S. medusaeforme elgonense* à 30 cm au-dessous du niveau d'un courant stabilisé, nous n'avons rencontré *S. damnosum* que dans les quinze premiers centimètres.

Rappelons également que les supports nécessaires à la fixation des formes préimaginales peuvent être le siège d'une concurrence inter-spécifique et que leur peuplement par les algues du genre *Spirogyra* interdit temporairement l'installation des formes préimaginales de *S. damnosum*.

b) Vitesse du courant.

Il existe en ce qui concerne ce facteur un seuil maximum et un seuil minimum.

Le seuil maximum apparaît lorsque le courant, trop rapide, empêche la fixation des larves ou provoque leur détachement. Le seuil minimum est lié aux quantités d'oxygène et de nourriture indispensables aux larves et aux nymphes (GRENIER, 1948).

Rappelons que ces seuils, supérieur et inférieur, sont respectivement pour *S. damnosum*, 70 cm/sec et 120 cm/sec (GRENIER et coll., 1960), bien que des vitesses inférieures (50 cm/sec pour LEWIS, 1948 et GRENIER et OVAZZA, 1951) et supérieures (200 cm/sec, observations personnelles) puissent être tolérées ;

c) Nourriture.

Dans certaines circonstances, l'insuffisance de nourriture interdit, nous l'avons vu, l'installation de populations préimaginales de *S. damnosum*, et ceci en des points où les deux premiers facteurs (supports et vitesse de courant convenables) sont cependant

représentés. Signalons toutefois que ces conditions se réalisent uniquement dans les cours d'eau du type torrentiel et qu'elles n'apparaissent pas dans la grande majorité des cas.

La création d'un gîte préimaginal ou le maintien de celui-ci nécessite la réunion de ces trois conditions. En effet, nous avons pu mettre en évidence que l'absence d'un seul facteur interdisait l'installation d'une population de *S. damnosum* :

1° courant et nourriture acceptables, manque de support : exemple de Lanvièra (p. 148) et en général des gîtes des bassins supérieurs de la Comoë et de la Volta noire (p. 139) au début de la saison sèche ;

2° courant et supports acceptables, nourriture insuffisante : ce cas se présente généralement sur le cours supérieur des cours d'eau ; exemple du radier de Nasso (p. 143) ;

3° supports et nourriture acceptables, vitesse de courant insuffisante : exemple de Samandéni, durant la saison des pluies (p. 137).

Ces différentes observations nous permettent de présenter ici une définition du gîte préimaginal (habitat) des Simuliidae en général : un gîte préimaginal de Simuliidae résulte de la présence, dans un courant possédant un gradient de vitesse particulier à chaque espèce et comportant une quantité suffisante de nourriture, de supports permettant la fixation des œufs, des larves et des nymphes.

Ces trois facteurs conditionnent l'existence des populations simuliidiennes, mais influent également sur la *densité* des populations dont ils ont permis l'installation.

Supports : La quantité de supports disponibles dans un courant acceptable pour l'espèce influence directement la densité de la population d'un gîte, ce qui correspond aux observations de CRISP (1956, p. 83) pour *S. damnosum* et d'une manière plus générale, à celles de DRACH (1950) en ce qui concerne les formes animales ou végétales fixées.

Nourriture : la densité de population sera également fonction de la quantité globale de nourriture disponible dans le courant pour chaque individu durant son développement larvaire. Nous n'avons d'exemple de ce phénomène que pour ses limites inférieures.

Vitesse de courant : à l'intérieur des deux seuils qui ont pour origine, nous l'avons vu, des phénomènes différents, il existe pour l'espèce, et peut-être à chaque stade larvaire, un état d'équilibre entre les deux facteurs. Cet optimum n'est pas connu.

II. FACTEURS NE CONDITIONNANT PAS L'ÉTABLISSEMENT D'UNE POPULATION MAIS INFLUENÇANT LA DENSITÉ DE CELLE-CI

Ces différents facteurs n'ont qu'une importance secondaire et ne sortent jamais des limites telles qu'ils interdiraient toute possibilité de peuplement, du moins d'après les observations actuellement effectuées.

A. Formes préimaginale.

1° Parasites-Prédateurs.

Il existe au niveau de chaque gîte préimaginal, un équilibre entre l'hôte et ses parasites et prédateurs. Ces facteurs biotiques n'agissent donc qu'en limitant partiellement les populations. Il n'est évidemment pas exclu qu'une forme parasite ou prédatrice étrangère à la biocénose primaire puisse y être volontairement ou accidentellement introduite ce qui pourrait avoir comme résultat la suppression de la population simu-

lidienne ; il n'existe cependant pas d'observations de cet ordre concernant *S. damnosum*, ni même les Simuliidae en général.

2° *Facteurs anthropiques.*

Ces facteurs influent, soit en limitant, soit au contraire en favorisant les populations. Il apparaît malheureusement qu'à l'heure actuelle, l'homme ait surtout favorisé l'installation de populations nouvelles, et élargi les limites de répartition de l'espèce (l'exemple de l'accroissement en Haute-Volta de l'aire de répartition de l'espèce est à ce sujet, extrêmement significatif).

B. Imagos.

1° *Parasites — Prédateurs.*

Les observations que nous avons formulées pour les formes préimaginales peuvent également s'appliquer aux imagos.

2° *Dispersion.*

Ce phénomène provoque la « dilution » ou la concentration de la population imaginale provenant d'un gîte donné. L'exemple du pont de Guéna (ci-dessus, p. 139) dans lequel la courbe annuelle de capture présente des sommets dont l'importance est inverse de la réalité, est, en ce qui concerne ce facteur, très représentatif.

3° *Migration.*

Ce phénomène, rappelons-le, n'a pas été observé pour *S. damnosum*. Rien ne permet cependant de le rejeter *a priori* ;

4° *Age moyen et fécondité.*

Le premier facteur possède une importance considérable du point de vue épidémiologique (cf. conclusions générales). Cependant, étant donné la fécondité des femelles, il ne limite que partiellement les densités de populations, comme nous le montre l'exemple de Tiassalé : énorme population de femelles malgré une longévité très réduite de celles-ci. Ceci rejoint les observations de CARLSSON (1962) citées ci-dessus (p. 131) ;

5° *Sources de repas sanguin.*

Mis à part les hypothèses de LEWIS (1960 a), nous ne possédons aucune donnée concernant ce facteur. Il est cependant vraisemblable qu'étant donné les possibilités de dispersion des femelles et le fait qu'elles ne soient pas totalement anthropophiles, ce facteur n'intervient que pour une part infime dans la limitation des populations de *S. damnosum* ;

6° *Facteurs anthropiques.*

Il est évident que les modifications que l'homme apporte à la végétation, se répercutant sur l'aire de dispersion des femelles, influent sur la dynamique des populations imaginaires de *S. damnosum*.

Cette influence peut avoir pour conséquence :

— un élargissement de l'aire de dispersion (routes, chemins, plantations en zone forestière) ;

— un rétrécissement de cette aire (cultures et déboisement des galeries forestières, en zone de savane). Ces modifications de l'aire de dispersion des femelles ont, nous le verrons, un retentissement important sur l'épidémiologie de l'Onchocercose.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Dans nos conclusions générales, nous allons nous attacher à montrer que l'étude de *S. damnosum* est intéressante à différents égards, principalement en ce qui concerne l'écologie fondamentale et l'épidémiologie de l'Onchocercose.

I. INTÉRÊT ÉCOLOGIQUE

Il existe vraisemblablement très peu d'Insectes qui réunissent un aussi grand nombre de facteurs favorisant leur étude écologique.

— Les exigences des formes préimaginales (vitesse de courant, quantité de nourriture, présence de supports) sont telles que cela se traduit par une stricte localisation, dans l'espace et le temps, des gîtes préimaginaux de l'espèce. Le choix d'une zone comportant un nombre restreint et bien répertorié de ces gîtes permet donc de connaître, avec une grande certitude, l'origine des imagos sans qu'il soit besoin d'avoir recours aux méthodes artificielles (marquage par coloration ou par radio-éléments) qui ont été utilisées pour d'autres espèces.

— L'hématophagie des femelles nous permet en outre d'entrer en contact avec celles-ci au cours de périodes bien déterminées de leur vie. Rappelons cependant ici que la méthode d'échantillonnage par utilisation d'appâts humains ne permet de capturer qu'une fraction de la population totale ; nous avons pu voir en effet que les femelles de cette espèce piquaient également les animaux.

— Enfin, la possibilité de séparer aisément les femelles paires des nullipares nous permet, par la détermination préalable de certains paramètres (durée de chaque cycle gonotrophique), d'évaluer l'âge chronologique moyen des populations en équilibre.

Si nous ajoutons à cela le fait que, du moins à l'heure actuelle, il n'existe aucune difficulté concernant la détermination spécifique des individus, nous sommes donc en présence d'une espèce qui possède les particularités suivantes : l'origine des individus peut être déterminée avec beaucoup de précision ; ceux-ci peuvent être capturés régulièrement et sans grande difficulté ; il nous est possible de déterminer l'âge moyen des populations¹.

Nous ne reviendrons pas ici sur l'ensemble des observations que nous a permis d'effectuer l'interférence de ces différents facteurs. Mentionnons cependant que certains phénomènes tels que la dispersion des femelles autour de leur gîte originel, leur longévité, ainsi que les variations saisonnières de populations n'auraient pu être analysés et interprétés en l'absence de ces circonstances favorables.

(1) Signalons qu'un tel concours de circonstances mériterait d'être exploité en vue d'une étude plus spécialement axée sur la physiologie ; il serait en effet possible d'envisager, entre autres exemples, l'étude du métabolisme des femelles en fonction de différents facteurs : âge, déplacement, parasitisme, etc...

II. INTÉRÊT ÉPIDÉMIOLOGIQUE

Dans un article antérieur (LE BERRE et coll., 1964), nous nous sommes attachés à montrer la corrélation existant entre les variations écologiques observées en fonction des zones bioclimatiques et les différents aspects épidémiologiques et cliniques de l'Onchocercose humaine, maladie transmise par les femelles de *S. damnosum*. Nous résumerons ci-dessous les différents aspects de ce problème.

A. Variations épidémiologiques de l'Onchocercose.

De nombreux auteurs ont successivement constaté une différence essentielle entre les foyers d'Onchocercose de savane et ceux de forêt. BUDDEN (1963), a effectué, à ce propos, une étude comparative entre deux régions de la Nigéria : une région de savane et une région forestière.

Les résultats obtenus sont les suivants :

— En savane, les foyers d'Onchocercose sont très localisés dans l'espace et séparés par de larges zones indemnes. Dans ces foyers le degré d'infestation humaine individuel est très élevé et les complications oculaires très fréquentes ;

— En forêt, l'endémie onchocerquienne est si étendue que l'auteur écrit (p. 68) : « Endemic Onchocerciasis is so widespread that it is difficult (probably impossible) to find an unaffected village, and skin infection is almost universal amongst adults. »

Par contre, le dénombrement des microfilaries chez l'homme met en évidence un degré d'infestation individuelle peu élevé et il existe très peu d'affections oculaires graves.

De nombreuses hypothèses ont été envisagées dans le but de donner une explication à cette différence :

— carence en vitamine A des populations humaines de savane (RODGER, 1957) ;

— rôle supposé de la poussière dans cette même zone (WOODRUFF et MURRAY, 1957, in WOODRUFF et coll., 1963) ;

— maladie à caractère génétique (CHOYCE, 1958).

Ce n'est qu'en 1963, que BUDDEN (*loc. cit.*) suggère que le vecteur pourrait avoir une certaine influence sur l'épidémiologie de la maladie et être responsable des différences cliniques constatées. Ce même auteur (1958) avait par ailleurs amené la preuve que l'existence de lésions oculaires (qui constituent les manifestations graves de la maladie) est en relation directe avec le degré d'infestation de la peau par les microfilaries d'*O. volvulus*. Il établissait donc ainsi la liaison entre l'aspect purement clinique (ophtalmologique) de la maladie et l'épidémiologie de celle-ci.

Avant de présenter la corrélation très nette que nous avons établie dans l'article précédemment cité, il convient de rappeler ici certaines notions fondamentales concernant l'épidémiologie des Filarioses transmises par Insectes :

1° Facteurs limitant la transmission.

La transmission des Filarioses et, en particulier de l'Onchocercose, est soumise, chez le vecteur, à un certain nombre de facteurs limitants. Nous avons pu voir en effet (chap. II : parasitisme, p. 54), que le très faible nombre de microfilaries terminant leur

cycle chez la femelle vectrice est sans commune mesure avec celui, considérable, des microfilaries ingérées par celle-ci.

De plus, en ce qui concerne le passage de la microfilarie métacyclique de l'Insecte vecteur à l'hôte vertébré, les facteurs suivants interviennent :

— un certain nombre de microfilaries métacycliques ont la possibilité de quitter la femelle au moment du repas de jus sucré qu'effectue celle-ci avant le repas sanguin (WANSON et coll., 1945 ; DUKE, 1962, et observations personnelles) ;

— Il est indispensable, pour qu'il y ait production de microfilaries en début de cycle, chez l'hôte vertébré, que les femelles issues des microfilaries métacycliques transmises soient fécondées ; cela nécessite donc, chez cet hôte vertébré, la présence simultanée et au même emplacement de filaires adultes des deux sexes (cf. fig. 38 : facteurs limitants).

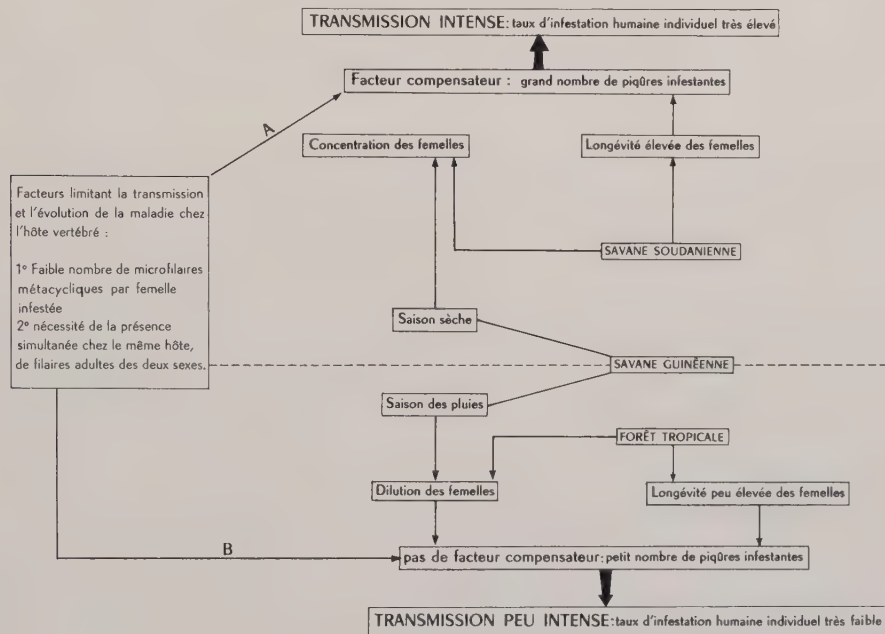


Fig. 38. — Schéma expliquant l'épidémiologie de l'Onchocercose dans les grandes zones bioclimatiques africaines.

2° Notion d'âge épidémiologiquement dangereux.

Nous avons vu (chap. II, p. 54) que la durée moyenne du cycle parasitaire, chez l'Insecte, n'est pas inférieure à 7 jours. Or, nos résultats concernant l'intervalle entre les deux premiers repas sanguins qu'effectue une femelle nous ont montré que cet intervalle est en moyenne de cinq jours. Dans ces conditions, on peut estimer que, d'une manière générale, la transmission des filaires métacycliques ingérées au cours du premier repas sanguin ne s'effectue pas lors du deuxième repas, mais seulement au troisième.

Ceci nous amène tout naturellement à la notion d'âge épidémiologiquement dangereux : il est bien évident, en effet, que, étant donné la durée du cycle parasitaire qui se déroule chez l'Insecte, plus la longévité de la femelle vectrice sera grande (ou plus l'âge moyen des populations sera élevé), plus les possibilités de transmission du parasite seront nombreuses.

3° *Notion de degré d'infestation chez l'hôte vertébré.*

En ce qui concerne l'Onchocercose, RODGER et BROWN (1957) comparant leurs résultats obtenus en zone forestière (sud de la Nigéria) et en savane sèche (nord du Ghana) écrivent : « Infectivity rate is not related to the density of infection. » Une population humaine pourra donc comporter un fort pourcentage d'onchocerquiens (indice de morbidité élevé), sans pour cela que l'infestation de chaque individu dépasse le seuil au-dessus duquel apparaissent les manifestations oculaires graves (LAGRAULET et AMMANN, 1961), ceci étant en relation avec le nombre de piqûres infestantes reçues par chaque individu au cours de sa vie.

B. Variations écologiques du vecteur.

Nous avons pu constater (chap. III : dispersion, p. 104 ; longévité, p. 123) que les populations de femelles présentaient une écologie différente selon la zone bioclimatique envisagée :

— en forêt, les femelles se dispersent considérablement, ce qui détermine la présence de celles-ci sur de larges surfaces autour de leurs gîtes originels, mais diminue leur densité. De plus, elles possèdent une longévité très restreinte et seule une faible proportion d'entre elles peut atteindre un âge épidémiologiquement dangereux ;

— en savane sèche, par contre, les femelles, étant donné les conditions extrinsèques défavorables, se dispersent très peu ; elles sont donc concentrées autour des gîtes, ce qui détermine l'existence, entre ceux-ci, de zones exemptes de vecteurs. De plus, nous avons pu voir que ces femelles possèdent une probabilité de survie nettement plus élevée que celles de forêt ; un grand nombre d'entre elles peut donc atteindre un âge épidémiologiquement dangereux.

Corrélation entre ces différents phénomènes :

Réunissons maintenant ces données provenant d'origines différentes, données que nous avons tenté de synthétiser dans le tableau ci-dessus (fig. 38).

Nous distinguerons en ce qui concerne l'épidémiologie de la maladie deux séries de facteurs :

1° les facteurs limitatifs de la transmission,

2° les facteurs compensateurs des précédents,

et nous allons montrer que ce sont les coactions entre ces deux catégories qui permettent d'expliquer les différents aspects épidémiologiques et cliniques de la maladie dans les grandes zones bioclimatiques africaines.

— En zone forestière, l'Onchocercose est largement répandue (BUDDEN, *loc. cit.*) ce qui s'explique parfaitement par la présence du vecteur sur de larges surfaces. Par contre, il existe, dans les populations humaines, très peu d'infestations graves entraînant des lésions oculaires, ceci étant en relation avec la dilution des femelles et, surtout, leur très faible pouvoir vecteur dû à leur longévité réduite (cf. fig. 28). L'effet des facteurs limitants n'est pas, dans cette zone, atténué par celui du facteur compensateur : grand nombre de piqûres infestantes par individus (flèche B, fig. 38),

— En zone de savane, l'Onchocercose est cantonnée aux alentours immédiats des gîtes préimaginaux du vecteur ce qui s'explique par le confinement de celui-ci. Par

contre, les infestations graves et les lésions oculaires sont très fréquentes, ceci étant en rapport direct avec :

- la densité des femelles vectrices aux alentours des gîtes,
- le pouvoir vecteur très élevé de ces femelles dû à leur grande longévité (cf. fig. 28).

Les facteurs limitant la transmission sont, ici, très largement compensés par le grand nombre de piqûres infestantes que reçoit l'hôte vertébré dès son plus jeune âge et tout au long de sa vie s'il reste dans les foyers d'infestation (flèche A, fig. 38).

La zone de savane guinéenne établit, cette fois encore, la transition entre les deux extrêmes ci-dessus mentionnés.

Si l'on se reporte à la figure 14, il est possible de constater que la dispersion du vecteur autour de ses gîtes est variable selon la saison :

- dispersion radiaire et « dilution » des femelles durant la saison des pluies ;
- dispersion linéaire et confinement de ces femelles près des gîtes durant la saison sèche.

Or, et précisément dans cette même région du haut-bassin de la Volta noire, deux enquêtes cliniques et ophtalmologiques ont été entreprises dans les localités suivantes :

- Au village de Sidi, situé à l'intérieur de l'aire de dispersion radiaire des femelles (fig. 14, A) ; les populations de ce village ne sont donc en contact avec le vecteur que durant la saison des pluies.

Cette première enquête a été menée par CAUSSE et LARTIGUE pour la partie clinique AUBRY pour la partie ophtalmologique (ces résultats nous ont été transmis en communication personnelle).

- Dans un des quartiers de Guéna, situé à proximité immédiate de la série des gîtes que comporte la Volta noire au pont de Guéna, donc à l'intérieur de l'aire de dispersion linéaire des femelles (fig. 14, B). Les populations de ce village sont en contact avec le vecteur, non seulement en saison des pluies, mais également en saison sèche. Cette enquête a été menée par LAGRAULET et AMMANN (1961).

Résultats :

- Indice de morbidité : les enquêtes cliniques ont montré qu'il n'y avait pas de différence sensible entre les deux villages en ce qui concerne le pourcentage d'Onchocerciariens dans les populations. A Sidi, ce pourcentage dépasse 70 % ; au pont de Guéna, il est au minimum de 86 %.

L'infestation de saison des pluies suffit donc à provoquer un indice de morbidité élevé dans les populations en contact avec le vecteur.

- Taux d'infestation individuel : les enquêtes ophtalmologiques ont montré une différence essentielle entre les deux villages. A Sidi, le taux de cécité ne dépasse pas 7 % (AUBRY, comm. person.). A Guéna, par contre, le pourcentage d'aveugles dans les populations est de 34 % (LAGRAULET et AMMANN, *loc. cit.*, p. 1321).

Nous pouvons conclure de ces résultats que c'est l'infestation de saison sèche qui est responsable de cette différence et nous retrouvons, dans cette zone de transition, les mêmes conclusions que ci-dessus :

- la « dilution » du vecteur provoque, dans une région donnée, la multiplication du nombre total d'onchocerciariens mais, du fait de la diminution de la densité de piqûres infestantes, ne se traduit pas par une infestation individuelle grave ;

— la concentration du vecteur restreint les foyers d'Onchocercose aux alentours immédiats des gîtes ; par contre, la densité de piqûres infestantes par hôte-vertébré devient telle que l'infestation individuelle atteint et dépasse le seuil au-dessus duquel les manifestations oculaires graves apparaissent.

Ces exemples, et tout particulièrement le dernier, nous montrent donc que l'explication des différences épidémiologiques observées par les auteurs se trouve tout naturellement dans les variations écologiques du vecteur.

Ceci nous amène à penser que l'épidémiologie d'une endémie transmise par un arthropode doit être axée fondamentalement sur l'écologie et la biologie du vecteur et, qu'une fois les constatations cliniques effectuées, l'étude précise doit être centrée sur celui-ci.

Ainsi donc, le rôle de l'entomologiste médical apparaît prédominant.

RÉSUMÉ

Les observations présentées dans ce travail proviennent d'une série d'enquêtes que nous avons effectuées dans les grandes zones bioclimatiques d'Afrique occidentale afin de préciser les caractéristiques écologiques et biologiques de *Simulium damnosum* Th., espèce dont la femelle constitue le seul vecteur de l'Onchocercose humaine dans cette région du continent africain.

L'Onchocercose, redoutable filariose aveuglante, largement répandue en Afrique intertropicale et en Amérique latine, est responsable d'un nombre considérable de cas de cécité : en Afrique occidentale francophone, 2.000.000 d'individus, soit le dixième de la population, sont onchocerquiens ; 150.000 d'entre eux sont aveugles !

CHAPITRE PREMIER

Au début de ce travail, nous exposons les différentes techniques que nous avons utilisées, en insistant tout particulièrement sur les méthodes d'échantillonnage des populations. Nous présentons ensuite les caractéristiques (géographie, géologie, climatologie, type de végétation et hydrologie) des différentes zones dans lesquelles ont été effectuées nos enquêtes.

CHAPITRE II

Le second chapitre est consacré à l'étude des différents phénomènes biologiques et physiologiques qui constituent la base nécessaire à l'étude écologique, laquelle représente la partie essentielle de ce travail.

Détermination de l'âge physiologique des femelles :

Cette détermination est rendue nécessaire par le fait que notre échantillonnage des populations est principalement obtenu par capture, sur appât humain, des femelles venant effectuer le repas sanguin nécessaire à l'accomplissement de chacun de leurs cycles ovariens successifs. Les différentes méthodes utilisées par les auteurs sont passées en revue (DETINOVA, LEWIS, etc.).

Nous montrons que :

— l'utilisation de caractères tels que la présence ou l'absence de graisse abdominale, l'aspect des tubes de Malpighi, est susceptible de constituer une importante source d'erreur en ce qui concerne la détermination exacte de l'âge des femelles capturées ;

— seul l'examen du tractus ovarien peut conduire à une estimation correcte de l'âge physiologique des femelles. Étant donné l'impossibilité d'utiliser, pour *S. damnosum* la méthode de POLOVODOVA (1947) basée sur le dénombrement, dans les ovarioles, des dilatations successives correspondant au nombre de pontes effectuées par les femelles, nous nous sommes contentés de séparer les populations en femelles nullipares et pares ; ces dernières possèdent, dans leurs ovarioles, des reliques de ponte très visibles.

Étude du cycle gonotrophique :

Afin de pouvoir traduire cet âge physiologique en âge chronologique, nous avons entrepris l'étude du cycle gonotrophique.

Repas sanguin : les observations concernant le repas sanguin nous ont permis de conclure, à la suite des différents auteurs, que les femelles de *S. damnosum* n'effectuent (sauf de très rares exceptions) qu'un seul repas par cycle gonotrophique. Ce repas sanguin a lieu généralement à un stade bien défini du développement ovarien (stade I de Christophers). Toutefois durant la saison froide, en zone de savane, nous avons pu constater qu'une proportion importante de femelles nullipares ne prennent leur repas sanguin qu'au stade II, voire III de Christophers. Cette observation nous ayant amené à penser que, dans certaines circonstances, les femelles de cette espèce pourraient être susceptibles d'effectuer un premier développement en autogenèse complète, nous avons entrepris une série d'expérimentations au laboratoire (conservation de femelles en captivité en l'absence de repas de sang) : aucun cycle autogénique complet n'a pu être observé. Nous concluons de nos observations que, dans la mesure où ce phénomène existe chez *S. damnosum*, il est très limité dans le temps et dans l'espace et peut être considéré comme négligeable. Nous estimons donc que les femelles de cette espèce effectuent obligatoirement un repas sanguin, et un seul, par cycle gonotrophique et qu'elles présentent une concordance gonotrophique parfaite telle qu'elle a été définie par SWELLEN-GREBEL (1929).

Développement ovarien : nous avons passé successivement en revue les trois phases déterminées par BEKLEMISHEV (1940) :

— Première phase : période qui s'écoule entre la ponte et le repas de sang correspondant au cycle gonotrophique suivant. La durée de cette phase a pu être estimée en moyenne à 24 heures, bien que les femelles aient la possibilité de prendre ce repas très rapidement après la ponte terminant le cycle précédent.

— Deuxième phase : développement du stade I au stade V (ponte mûre).

La durée de cette phase est sous l'influence de plusieurs facteurs :

— température du milieu : à 27° C, le développement ovarien est plus rapide qu'à 23° (raccourcissement de 24 h en moyenne) ;

— âge de la femelle : le développement ovarien est plus rapide chez les femelles jeunes que chez les femelles plus âgées.

La durée moyenne de cette phase a été fixée, pour les conditions climatiques générales de l'Afrique occidentale :

- à 3 jours pour les femelles nullipares ;
- à 4 jours pour les femelles pares.

— Troisième phase : intervalle séparant la maturation complète de la ponte et l'oviposition. La durée de cette phase est, de l'avis même de DETINOVA (1963), difficile à préciser. Pour *S. damnosum*, nous avons effectué une distinction entre les femelles qui se trouvent dans des conditions normales de vie (près des gîtes) et celles qui sont situées dans des conditions anormales (dispersion de ces femelles ou disparition des gîtes larvaires). Nous avons estimé que les femelles vivant dans des conditions normales, pondent leurs œufs dans les 24 h qui suivent la maturation de ceux-ci.

La durée globale du cycle gonotrophique a donc été fixée à :

- 4 jours pour le premier cycle (2^e phase : 3 j + 3^e ph. : 1 j) ;
- 6 jours pour chacun des cycles suivants (1^{re} ph. : 1 j + 2^e ph. : 4 j + 3^e ph. : 1 j).

Fécondité des femelles :

Nos estimations du nombre d'œufs pondus en moyenne par les femelles nous ont montré que la fécondité de celles-ci ne constitue jamais un facteur limitant la dynamique des populations, ce qui rejoint les conclusions de CARLSSON (1962).

Parasites — Prédateurs :

- *Onchocerca volvulus* (agent pathogène de l'Onchocercose humaine) :

Étant donné l'importance de ce parasite, nous présentons certaines particularités de son cycle parasitaire : — durée du cycle, nombre de microfilaires terminant leur cycle, etc.

Une brève revue des autres parasites (notamment les Mermithidae) ou prédateurs rencontrés chez les différentes formes de *S. damnosum*, termine le chapitre II.

CHAPITRE III

Le troisième chapitre, consacré à l'étude écologique, a été divisé en deux grandes parties : activité des imagos et dynamique des populations.

Activité des Imagos

Rythme journalier de piqure.

Différentes observations ont été effectuées, à la suite de certains auteurs (LEWIS, CROSSKEY, CRISP, etc.) concernant le rythme journalier de piqure des femelles de *S. damnosum* ; nous montrons que :

- les femelles nullipares piquent en grande majorité plus tard dans la journée que les femelles pares ;
- la température constitue un facteur limitant, le seuil de tolérance supérieur variant avec l'âge de la femelle ;

— dans certaines conditions, les femelles nullipares commencent à se manifester au moment précis de la redescende de température.

Les facteurs extrinsèques ne suffisent toutefois pas à expliquer le rythme journalier et nous émettons l'hypothèse que l'acte de piqure n'apparaît que lorsqu'il y a superposition de deux types de facteurs : facteur extrinsèque (température) ; facteurs intrinsèques relevant de la physiologie générale de l'individu et pouvant présenter un rythme conditionné par l'« horloge interne » de celui-ci.

Nous avons observé que ce rythme journalier de piqure subissait une variation selon la saison ; cette variation saisonnière, très nette en zone de savane, est par contre très difficile à mettre en évidence en zone forestière étant donné :

- le faible pourcentage de femelles pares capturées ;
- les variations climatologiques de faible amplitude.

Lieux de repos.

La recherche des lieux de repos nous a permis de constater que ceux-ci varient en fonction de l'état physiologique :

— les femelles non gorgées, ainsi que les mâles, sont capturés dans la végétation basse et arbustive, avant ou après le repas de jus sucré.

— les femelles gravides, les femelles non gorgées de sang et les mâles sont capturés (en faible nombre) au piège lumineux.

— seules les femelles gorgées, élaborant leur ponte (phase II du cycle gonotrophique) n'ont pu être capturées par aucune des techniques utilisées.

— nous avons pu déterminer que, pour chaque cycle gonotrophique, le repas de jus sucré n'est effectué, le cas échéant, qu'avant le repas sanguin, jamais après celui-ci.

Dispersion.

Nous exposons tout d'abord les généralités concernant le déplacement des Insectes ailés, puis plus particulièrement, des Diptères hématophages et principalement des Simuliidae. Nous envisageons ensuite les différents facteurs influençant le déplacement :

Facteurs intrinsèques :

L'amplitude du déplacement, sa rapidité, l'énergie nécessaire, etc. sont successivement passés en revue. Nous envisageons ensuite le déplacement en fonction de l'âge des femelles et du parasitisme.

Nos observations personnelles nous ont montré que :

— les femelles peuvent se déplacer très rapidement et parcourir de longues distances (maximum enregistré : 41 km perpendiculairement au cours d'eau comportant les gîtes preimaginaux) ;

— le pourcentage des femelles nullipares s'accroît en fonction de la distance du point de capture aux gîtes ;

— les femelles ont la possibilité physiologique d'effectuer un déplacement avant n'importe lequel de leurs cycles gonotrophiques successifs ;

— la puissance de vol des femelles parasitées par Mermithidae et *O. volvulus* est, sinon intacte, du moins très peu diminuée ;

— le mâle ne semble pas s'éloigner de son gîte originel.

Facteurs extrinsèques :

Les facteurs qui conditionnent le déplacement et la répartition des femelles autour de leur gîte originel peuvent être divisés en deux séries : facteurs climatologiques et types de végétation.

— Facteurs climatologiques :

le vent, ainsi qu'il résulte de nos observations personnelles, ne constitue pas un facteur « favorisant » le déplacement ; celui-ci est entièrement actif. Une hygrométrie élevée et une nébulosité importante (formant écran contre le rayonnement solaire), permettent le déplacement des femelles en terrain dépourvu de végétation.

— Types de végétation :

les différents types de végétation (forêt dense, galeries forestières, savane boisée, savane arborée), protégeant ou non les femelles contre le rayonnement solaire, ont également une grande influence sur le déplacement de celles-ci.

Ces observations nous ont permis de distinguer deux types de dispersion : les dispersions radiaire et linéaire.

Dispersion radiaire : les conditions écologiques autorisent le déplacement des femelles dans toutes les directions autour de leur gîte originel ; le facteur limitant la dispersion est alors la puissance intrinsèque de vol. Cette dispersion radiaire apparaît : en zone forestière en toutes saisons ; en savane guinéenne durant la saison des pluies.

Dispersion linéaire : les facteurs climatologiques ne permettent pas le déplacement et les femelles ne peuvent s'éloigner de leur gîte originel qu'à la faveur de la végétation assurant une protection contre les rayons solaires. Cette dispersion linéaire apparaît : en savane soudanienne, lorsque la galerie forestière bordant les cours d'eau est continue ; en savane guinéenne, durant la saison sèche.

En ce qui concerne certains phénomènes annexes, nous avons pu démontrer que :

— les femelles ne se déplacent que le jour ;

— le retour des femelles dispersives à leur gîte d'origine ne peut constituer, surtout pour la dispersion radiaire, qu'un cas particulier du déplacement erratique de l'individu cherchant un lieu favorable à l'oviposition.

Dynamique des populations

La deuxième partie du troisième chapitre est consacrée à l'étude de la dynamique des populations et des facteurs qui l'influencent.

Facteurs intrinsèques : longévité des femelles.

Nos méthodes de travail peuvent se résumer comme suit :

— suppression des populations préimaginales dans un gîte ou une série de gîtes et étude de la régression de la population imaginale qui survient après cette suppression. Cette méthode est parfaitement naturelle puisque la population imaginale étudiée n'a aucun contact avec l'insecticide déversé dans le cours d'eau.

— détermination de la longévité moyenne des populations en équilibre (méthode de Coz et coll., 1961), faisant intervenir les résultats obtenus dans le chapitre II : détermination de l'âge physiologique et durée de chaque cycle gonotrophique.

Nous avons pu observer une concordance parfaite entre les résultats obtenus par l'emploi des deux méthodes :

— la durée de vie maximum observée est de 23 jours ; il est donc possible d'estimer à un mois la durée de vie absolue des femelles placées dans les conditions normales d'accomplissement des différentes fonctions physiologiques (nutrition, reproduction) ;

— il apparaît une variation graduelle de la longévité moyenne des femelles entre les différentes zones bioclimatiques d'Afrique occidentale : cette longévité est d'autant plus importante que l'on se déplace de la zone forestière vers la zone de savane sèche. Une hypothèse est formulée afin de donner une explication à ce phénomène apparemment paradoxal, puisque ce sont les individus qui se trouvent dans les meilleures conditions écologiques qui présentent la durée de vie la plus courte : en zone de savane soudanienne et au cours de la saison sèche en savane guinéenne, le confinement des femelles dans les biotopes restreints entraîne pour elles une vie sédentaire, avec utilisation lente de leurs réserves, d'où augmentation de la longévité moyenne des populations ; en zone forestière et au cours de la saison des pluies en savane guinéenne, la vie en grand espace entraîne une activité de dispersion maximum des femelles qui épuisent ainsi rapidement leurs réserves, d'où diminution de la longévité moyenne de la population.

— L'influence du parasitisme sur la longévité n'a pas fait l'objet d'observations personnelles ; il est cependant possible d'estimer, à la suite de certains auteurs, que l'infestation par *O. volvulus* diminue la durée de vie des femelles parasitées ;

— La longévité des mâles n'a pu être déterminée avec exactitude.

Facteurs extrinsèques.

Nous avons successivement passé en revue les facteurs qui influencent la dynamique des populations préimaginales et imaginaires.

Populations préimaginales :

Étant donné les exigences écologiques particulières aux larves et nymphes de *Simulies*, les fluctuations saisonnières du cours d'eau au niveau des gîtes déterminent la répartition des populations dans le temps et dans l'espace. Différents exemples de variations annuelles de populations sont successivement présentés.

D'autres facteurs s'ajoutent à ces fluctuations de niveau :

— quantité de nourriture disponible dans le courant ; ce facteur est susceptible :
— d'interdire l'installation des populations préimaginales en un point qui présente par ailleurs toutes les conditions requises ; — de limiter la densité des populations par une mortalité sélective des formes préimaginales du sexe femelle, plus exigeantes que celles du sexe mâle ;

— quantité de supports : nous avons pu observer certains phénomènes de concurrence interspécifique au niveau des supports nécessaires à la fixation des larves et des nymphes ; nous avons en effet constaté que, dans certaines zones, l'installation des populations préimaginales était sensiblement retardée par la présence d'algues *Spirogyres* ;

— les facteurs anthropiques (construction de barrages, ponts, etc.) peuvent également modifier les conditions de vie des populations préimaginales et influencer, de ce fait, la dynamique de ces populations.

Populations imaginale :

Nous avons montré que la dispersion était susceptible, étant donné les variations constatées en certaines zones, d'introduire une erreur dans l'estimation de la densité réelle des populations provenant d'un gîte donné.

La nécessité, pour les femelles, d'effectuer un repas sanguin lors de chaque cycle gonotrophique ne semble pas, étant donné le pouvoir dispersif de celles-ci, influencer considérablement la dynamique des populations. Il en est de même pour les parasites et les prédateurs.

Discussion — Conclusion.

Nous distinguons trois grands types de variations annuelles de population :

- variations synchrones avec le niveau du cours d'eau ;
- variations inverses à celui-ci ;
- variations bimodales (gîtes de hautes eaux et gîtes de basses eaux au même emplacement).

En conclusion à cette deuxième partie, nous passons successivement en revue :

- les différents facteurs nécessaires à l'établissement d'une population de *S. damnosum* : vitesse du courant, présence de supports, nourriture larvaire suffisante ;
- les facteurs qui ne conditionnent pas l'établissement d'une population mais sont susceptibles d'influencer la densité de celle-ci ; pour les formes préimaginales : parasites, prédateurs, facteurs anthropiques ; pour les imagos : parasites, prédateurs, longévité, facteurs anthropiques.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Dans notre conclusion générale, nous nous attachons à démontrer l'intérêt que présente une telle étude.

Intérêt écologique :

S. damnosum constitue un matériel de choix pour une étude écologique :

- la localisation relativement stricte des gîtes préimaginaux de cette espèce facilite grandement les observations concernant la dispersion des femelles autour des gîtes ainsi que leur longévité ;
- l'hématophagie des femelles, permettant d'obtenir le contact avec celles-ci à des périodes bien déterminées de leur vie, constitue également un avantage précieux, sous réserve de déterminer avec exactitude l'âge physiologique des femelles capturées sur appât.

Nous suggérons que de telles facilités pourraient (et devraient) être mises à profit pour une étude physiologique approfondie du métabolisme en relation avec l'âge et le déplacement des femelles.

Intérêt épidémiologique :

L'élément fondamental de notre conclusion est constitué par l'intérêt que présente ce travail pour la bonne compréhension de l'épidémiologie de l'Onchocercose, dont le seul vecteur en Afrique occidentale est *S. damnosum*. Nous avons pu en effet, en nous appuyant sur les variations de longévité et de dispersion des femelles vectrices, donner une explication aux différences cliniques et épidémiologiques constatées entre les grandes zones bioclimatiques africaines. Ces différences qui n'ont cessé de préoccuper les auteurs avaient fait l'objet de nombreuses hypothèses. Ceci constitue donc une excellente illustration du fait que l'épidémiologie des maladies transmises par arthropodes dépend essentiellement de l'écologie du vecteur.

SUMMARY (1)

The observations presented in this paper are derived from a series of surveys carried out by us in the major bioclimatic zones of West Africa with the aim of defining the ecological and biological characteristics of *Simulium damnosum* Th., the female of which species is the only vector of human onchocerciasis in this part of the African continent.

Onchocerciasis, a formidable, blinding filarial disease, widespread in tropical Africa and in Central and South America, is responsible for a large number of cases of blindness; in West Africa, not including Nigeria and Cameroon, two million persons, or 1/10th of the population, suffer from the disease and 150 000 of them are blind.

CHAPTER I

At the beginning of this work we explain the various techniques we have used, stressing in particular the methods employed for sampling populations. We next discuss the characteristics (geography, geology, climatology, type of vegetation and hydrology) of the various zones in which the surveys were effected.

CHAPTER II

The second chapter is devoted to a study of the various biological and physiological phenomena constituting the basis necessary for the ecological study which is the essential part of this monograph.

Determination of the physiological age of the females :

This determination is called for by the fact that our population samples are obtained chiefly by the capture on human bait of females about to take the blood meal necessary to accomplish each of their successive ovarian cycles.

The different methods employed by the authors are reviewed (DETINOVA, LEWIS, etc.).

We show that: the utilisation of properties such as the presence or absence of abdominal fat-body and the appearance of the Malpighian tubes is liable to constitute

(1) Cette traduction a été entièrement réalisée par les services spécialisés de l'Organisation Mondiale de la Santé (Genève). Nous les en remercions vivement, ainsi que le Docteur N. ANSARI, chef de la Section des Maladies Parasitaires, Division des Maladies transmissibles.

an important source of error as concerns the precise determination of the age of captured females.

Only examination of the ovarian tract can lead to correct estimate of the physiological age of the females. Since it is impossible to employ, for *S. damnosum* the POLOVODOVA method based on the counting in the ovarioles of successive dilations corresponding to the number of ovipositions, we have merely separated the populations into nulliparous and parous females; the latter exhibit very visible signs of oviposition in their ovarioles.

Study of the gonotrophic cycle :

In order to convert physiological age into chronological age we made a study of the gonotrophic cycle.

Blood meal: observations on the blood meal enabled us to conclude, like various other workers, that *S. damnosum* females, apart from very rare exceptions, take only a single meal per gonotrophic cycle.

This blood meal usually takes place at a well-defined stage of ovarian development (Christophers Stage I). However, during the cold season in the savannah zone we found that a large proportion of nulliparous females took a blood meal only at Stage II or even III. This finding led us to think that under certain circumstances the females of this species might be able to effect an initial completely autogenic cycle, and we undertook a series of laboratory experiments to study this point (keeping females in captivity without blood meals). However, we were unable to observe any complete autogenic cycle. We conclude from our observations that, if this phenomenon exists at all in *S. damnosum* it is very limited both temporally and spatially and may in fact be regarded as negligible. We therefore feel that the females of this species must obligatorily take one blood meal, and one only, per gonotrophic cycle and that they exhibit perfect gonotrophic concordance as defined by SWELLENGREBEL (1929).

Ovarian development: we reviewed successively the three phases described by BEKLEMISHEV (1940).

First phase: period elapsing between oviposition and the blood meal corresponding to the next gonotrophic cycle. The average duration of this phase has been estimated at 24 hours, although the females are able to take the blood meal very quickly after the oviposition terminating the previous cycle.

Second phase: development from Stage I to Stage V (mature eggs).

The duration of this phase is influenced by several factors:

- when the environmental temperature is 27°C, ovarian development is more rapid than at 23°C (shortened by an average of 24 hours);
- age of the female: ovarian development is more rapid in young than in older females.

The average duration of this phase has been established, for the general climatic conditions obtaining in West Africa, as follows:

- three days for nulliparous females;
- four days for parous females.

Third phase: interval between complete maturation of the eggs and oviposition. In the opinion of DETINOVA herself (1963), the length of this phase is difficult to define. In the case of *S. damnosum* we made a distinction between females with normal living conditions (near breeding places) and those existing under abnormal conditions (dispersion of the females or disappearance of larval breeding places). We estimated that females living under normal conditions lay their eggs within 24 hours of the maturation of the latter.

Consequently the overall duration of the gonotrophic cycle was fixed at:

- four days for the first cycle (second phase: 3 d + third phase: 1 d);
- six days for each of the following cycles (first phase: 1 d + second phase: 4 d + third phase: 1 d).

Fecundity of females.

Our estimates of the average number of eggs laid by females have shown us that the fecundity of the latter never constitutes a factor limiting population growth, and this agrees with the conclusions reached by CARLSSON (1962).

Parasites-Predators.

Onchocerca volvulus (pathogenic agent of human onchocerciasis): in view of the importance of this parasite we describe certain features of its parasitic cycle: length of cycle, number of microfilariae terminating their cycle, etc.

Chapter II ends with a brief review of other parasites (in particular Mermithidae) or predators affecting the different forms of *S. damnosum*.

CHAPTER III

The third chapter, devoted to the ecological study, has been divided into two main parts: activity of the imagos and population dynamics.

Activity of the imagos

Daily biting rhythm.

Various observations have been made, following those of certain authors (LEWIS, CROSSKEY, CRISP, etc.), concerning the daily biting rhythm of *S. damnosum* females. We show that:

- the large majority of nulliparous females bite later in the day than do parous females;
- temperature constitutes a limiting factor, the upper threshold of tolerance varying with the age of the female;
- under certain conditions, nulliparous females commence to appear just at the moment when the temperature is falling again.

Nevertheless, the extrinsic factors do not suffice to explain the daily rhythm and we put forward the hypothesis that the act of biting occurs only when two types of factor are superimposed, namely an extrinsic factor (temperature) and intrinsic factors

depending on the general physiology of the individual and possibly showing a rhythm governed by the «internal clock» of the latter.

We found that the daily biting rhythm varied according to season; this seasonal variation, very marked in the savannah zone, is on the contrary very difficult to detect in the forest zone because of:

- the low percentage of parous females captured;
- the limited range of climatic variation.

Resting places.

The search for resting places has shown us that these vary according to physiological state:

- non-engorged females as well as males are captured in low and shrubby vegetation before and after feeding on sweet plant juices;
- gravid females, females not engorged with blood and males are captured (in small numbers) in the light trap;
- only engorged females, developing the eggs mass (phase II of the gonotrophic cycle) have not been captured by any of the techniques used;
- we have found that, in each gonotrophic cycle, the ingestion of sweet plant juices takes place, if at all, only before the blood meal and never afterwards.

Dispersion.

We discuss first of all the general features of the movement of winged insects and then, more especially, that of the haematophagic Diptera and principally the Simuliidae. Next we deal with the various factors influencing movement.

Intrinsic factors.

The extent of the movement, its rapidity, the energy necessary, etc., are reviewed in turn. Next, we deal with movement as affected by the age of the females and by parasitism. Our personal observations have shown that:

- females can move very rapidly and cover long distances (maximum recorded: 41 km at right angles to the water course where the preimaginal breeding places were situated);
- the percentage of nulliparous females increases in direct proportion to the distance from point of capture to breeding place;
- females are physiologically able to make a journey before any of their successive gonotrophic cycles;
- the flying powers of females parasitized by Mermithidae and *O. volvulus* are, if not quite unaffected, at least very little decreased;
- the males do not seem to go far from their original breeding place.

Extrinsic factors.

The factors governing the movement and distribution of females around their original breeding place may be divided into two series: climatological factors and type of vegetation:

— Climatological factors: the wind, as shown by our personal observations, does not help movement; the latter is entirely active. High relative humidity combined with extensive cloud cover (forming a screen against solar radiation) enable females to move over terrain bare of vegetation.

— Types of vegetation: the various types of vegetation (dense forest, forest galleries, wooded savannah or savannah with occasional clumps of trees) which may or may not protect females against solar radiation also have a great influence on their movement.

These observations led to our distinguishing between two types of dispersion: radial dispersion and linear dispersion.

— Radial dispersion: ecological conditions enable females to move in all directions around their original breeding place; the factor limiting dispersion then becomes the intrinsic power of flight. Such radial dispersion appears: in the forest zone at all seasons; in the Guinea savannah during the rainy season.

— Linear dispersion: the climatological factors prevent movement and females cannot fly away from their original breeding place except when there is vegetation ensuring protection against solar radiation. Such linear dispersion appears: in the Sudanese savannah, when the forest gallery bordering water courses is continuous; in the Guinea savannah during the dry season.

In regard to certain ancillary phenomena we have been able to show that:

— females move only during the day;

— the return of females to their original breeding place after dispersion, particularly in the case of radial dispersion, can be nothing more than a special case of the erratic movement of individuals looking for a favourable site for oviposition.

Population dynamics

The second part of the third chapter is devoted to a study of population dynamics and the factors influencing it.

Intrinsic factors : longevity of females.

Our methods of work may be summarized as follows:

— eradication of preimaginal populations in a breeding place or a series of breeding places and study of the regression of the imaginal population occurring after such eradication. This method is a perfectly natural one since the imaginal population studied has had no contact with the insecticide added to the water course;

— determination of the average longevity of balanced populations (method of Coz et al., 1961), employing the results obtained in chapter II (determination of physiological age and length of each gonotrophic cycle).

We found that there was perfect agreement between the results obtained by these two methods:

— the maximal length of life observed is 23 days, thus the absolute length of life of females accomplishing of various physiological functions (nutrition, reproduction) under normal conditions can be estimated at one month;

— a gradual variation in the average longevity of females appears between the different bioclimatic zones of West Africa: this longevity increases as the distance

between the forest zone and dry savannah zone decreases. A theory is advanced in an endeavour to explain this apparently paradoxical phenomenon, for precisely those individuals living under the best ecological conditions have the shortest life period.

In the Sudanese savannah zone and in the Guinea savannah during the dry season, confinement of females in restricted biotopes forces them to lead a sedentary life, with only slow using up of their reserves, and this results in an increase in the average longevity of the population.

In the forest zone and during the rainy season in the Guinea savannah, life in large open spaces results in maximal dispersion of the females which thus rapidly exhaust their reserves, producing a decrease in the average longevity of the population.

We have not made any personal study of the influence of parasitism on longevity, but it can be estimated, according to certain authors, that infection with *O. volvulus* decreases the life period of the parasitized females.

We were unable to determine the longevity of males with any accuracy.

Extrinsic factors.

We have passed in review, one after another, those factors which influence the dynamics of preimaginal and imaginal populations.

Preimaginal populations.

In view of the special ecological requirements of simuliid larvae and nymphs, seasonal fluctuations in the water course at the breeding places govern the temporal and spatial distribution of the populations. Different examples of annual population variations are given.

There are other factors in addition to these fluctuations in water level:

— quantity of food available in the stream; this factor can: prevent the settling of preimaginal populations at a point which otherwise provides all the requisite conditions; limit the population density because of selective mortality of female preimaginal forms, whose requirements are greater than those of the males;

— number of substrates: we have observed certain phenomena of interspecific competition in regard to the substrates necessary for the fixation of larvae and nymphs, and have found that in certain areas the settlement of preimaginal populations is appreciably retarded by the presence of spirogyral algae;

— man-made factors (construction of dams, bridges, etc.) may also change the living conditions of preimaginal populations and thus influence their population dynamics.

Imaginal populations.

We have shown that, — in view of the variations observed in certain zones, dispersion may introduce an error into the estimate of the real density of the population coming from a given breeding place.

The necessity for females to ingest a blood meal before each gonotrophic cycle does not seem — because of their power of dispersion — to influence population dynamics to any considerable extent. The same applies to the parasites and predators.

Discussion - Conclusion.

We distinguish between three major types of annual population variation:

- variations synchronous with those occurring in the level of the water course;
- variations which are conversely related to the water level;
- bimodal variations (high water and low water breeding places at the same site).

In concluding this second part, we review in succession:

- the various factors necessary for the establishment of an *S. damnosum* population: speed of current, presence of substrates, adequate larval food;
- the factors which although they do not determine the establishment of a population, are liable to influence its density i.e. for the preimaginal forms: parasites, predators, man-made factors; for the imagos: parasites, predators, longevity, man-made factors.

GENERAL CONCLUSIONS

In our general conclusions we try to show the importance of such a study.

Ecological importance :

S. damnosum represents a species of choice for an ecological study:

- the relatively strict localization of the preimaginal breeding places of this species greatly facilitates observations on the dispersion of females around breeding places as well as their longevity;
- the haematophagy of the females, by making possible contact with the latter at well-defined periods of their life cycle, also constitutes a valuable feature, provided that the physiological age of the females captured on bait is accurately determined.

We suggest that these advantages could and should be turned to good use for a thorough physiological study of metabolism in relation to the age and movement of the females.

Epidemiological importance.

Above all, we stress in our conclusion the value of this work for a better understanding of the epidemiology of onchocerciasis, of which *S. damnosum* is the only vector in West Africa. On the basis of variations in the longevity and in the dispersion of the vector females we have in fact been able to explain the clinical and epidemiological differences observed between the major African bioclimatic zones. These differences have always puzzled workers and have given rise to numerous theories. Consequently, our results provide an excellent illustration of the fact that the epidemiology of arthropod-borne diseases depends essentially on the ecology of the vector.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAM, J. P. & VATTIER, G. — 1964 — Contribution à l'étude biologique d'*Anopheles hamoni*, Adam, 1962 (Diptera, Culicidae).
Cahiers ORSTOM, Ent. méd., 2 : 55-71.
- ADLER, S. & THEODOR, O. — 1926 — The mouth-parts, alimentary tract and salivary apparatus of the female in *Phlebotomus papatasi*.
Ann. trop. Med. Parasit., 20 : 109-144.
- ANDREWARTHA, H. G. & BIRCH, L. C. — 1954 — The distribution and abundance of animals.
Univ. of Chicago Press, Chicago : 782 pages.
- AUSTEN, E. E. — 1909 — Illustrations of African blood-sucking flies other than mosquitoes and tsetse-flies.
Brit. Mus. (Nat. Hist.), London : 221 pages.
- BALAY, G. — 1964 — Observations sur l'oviposition de *Simulium damnosum* Theobald et *Simulium adersi* Pomeroy (Diptera, Simuliidae) dans l'est de la Haute-Volta.
Bull. Soc. Path. exot., 57 (3) : 588-611.
- BALAY, G. & GRENIER, P. — 1964 — *Lispe nivalis* Wiedemann (Muscidae, Lispinæ), et *Ochthera* sp. (Ephydriidae), Diptères prédateurs de *Simulium damnosum* Theobald et *Simulium adersi* Pomeroy, en Haute-Volta.
Bull. Soc. Path. exot., 57 (3) : 611-619.
- BARANOV, N. — 1936 — *Simulium (Danubiosimulium) columbaczense* Schönb. en Yougoslavie.
Stud. path. parasit. Ins., 4 : 36 pages.
- BARANOV, N. — 1937 — Contribution to the knowledge of the Golumbatz fly. V. (study of the epidemiology of the fly in 1936).
Vet. Archiv., 7 : 229-276.
- BARNLEY, G. — 1961 — Répartition géographique et fréquence de l'Onchocercose en Ouganda. Répartition géographique des lésions oculaires dues à l'Onchocercose en Ouganda. Potentiel de transmission des Simulies vectrices de l'Onchocercose en Ouganda.
O. M. S. 2^e conférence sur l'Onchocercose, Brazzaville, AFR/Onchocercose/2.
- BATES, M. — 1949 — The natural history of Mosquitoes.
The Macmillan company: 379 pages, 9 figures, 14 tableaux, 16 planches.
- BEKLEMISHEV, W. M. — 1940 — [Le cycle trophogonique, principe de base de la biologie d'*Anopheles*.]
Vop. Fiziol. Ekol. Malar., Komara, 1 : 3 ; en russe.
- BELTYUKOVA, K. N. — 1953 — [Renseignements sur l'étude des Simulidés (Diptères) de la zone pré-ouraliennne].
Perm. (Thèse Université d'État Molotov) ; en russe.
- BENNETT, G. F. — 1963 — Use of P³² in the study of a population of *Simulium rugglesi* (Dipt. Simuliidae) in Algonquin Park Ontario.
Can. J. Zool., 41 : 831-840.
- BERGERARD, J. — 1958 — Étude de la parthénogenèse facultative de *Clitumnus extradentatus* Br. (Phasmidae).
Bull. biol. Fr. Belg., 92 : 89-176.
- BLACKLOCK, D. B. — 1926 — The development of *O. volvulus* in *S. damnosum* Theo.
Ann. trop. Med. Parasit., 20 : 1-48.

- BLACKLOCK, D. B. — 1926 — The further development of *O. volvulus* Leuckart in *S. damnosum*.
Ann. trop. Med. Parasit., 20 : 203-218.
- BLANC, M., D'AUBENTON, F., OVAZZA, M. & VALADE, M. — 1958 — Recherches sur la prophylaxie de l'Onchocercose en A.O.F.; I. Étude hydrobiologique de la Bougouri Ba et essai de désinsectisation.
Bull. I.F.A.N., 20 (2) : 634-673.
- BODENHEIMER, F. S. — 1929 — A contribution to the study of the desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk).
HADAR, 2 (7) : 3-12.
- BROADBENT, L., DONCASTER, J. P., HULL R. & WATSON, M. A. — 1948 — Equipment used for trapping and identifying alate aphids.
Proc. R. ent. Soc., Lond., 23 : 57-8.
- BRUCE-CHWATT, L. J. — 1956 — Radioisotopes for research on and control of Mosquitoes.
Bull. Org. Mond. Santé, 15 (3, 4, 5) : 491-511.
- BRYUKHANOVA, L. V. — 1960 — [Functional changes in the Malpighian tubes in the mosquito *Anopheles maculipennis sacharovi* Fabr. in connection with the differing physiological age of the females].
Med. Parazit. (Mosk.), 29 (5) : 549-552 ; en russe, traduction anglaise.
- BUDDEN, F. H. — 1963 — Comparative study of ocular onchocerciasis in savannah and rain forest.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 57 (1) : 64-70.
- CAMERON, A. E. — 1922 — The morphology and biology of a canadian cattle-infesting black-fly, *Simulium simile* Mall.
Dom. Canada, *Dept. Agric. Bull.* 5-n. s. 26.
- CARLSSON, G. — 1962 — Studies on Scandinavian black flies.
Opus. ent. Lund. suppl., 21 : 1-280.
- CHAUVIN, R. — 1948 — De la méthode en écologie entomologique.
Rev. Sci. 3298 : 627-633.
- CHOYCE, D. P. — 1958 — Some observations on the ocular complications of Onchocerciasis and their relationship to blindness.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 52 (2) : 112-121.
- CHRISTOPHERS, S. R. — 1911 — The development of the egg follicle in Anophelines.
Paludism, 2 : 73 pages.
- CHRISTOPHERS, S. R. — 1960 — *Aedes aegypti* L. The Yellow Fever Mosquito. Its life history, bionomics and structure.
Cambridge (University press) : 739 pages.
- CLEMENTS, A. N. — 1955 — The source of energy for flight in Mosquitoes.
J. exp. Biol., 32 : 547-554.
- CLEMENTS, A. N. — 1963 — The physiology of Mosquitoes.
Pergamon press, Oxford : 393 pages, 6 planches, 22 tableaux, 90 figures.
- COLLESS, D. H. — 1956 — The *Anopheles leucosphyrus* group.
Trans. R. ent. Soc., Lond., 108 : 37-116.
- CORBET, P. S. — 1961 — Entomological studies from a high tower in Mpanga forest (Uganda). VIII. The age composition of biting mosquito populations according to time and level.
Trans. R. ent. Soc., Lond., 113 : 335-345.
- Coz, J. — 1964 — Étude des variations de l'âge physiologique d'*Anopheles gambiae* Giles et *Anopheles mascarensis* de Meillon, au cours de captures de nuit.
Bull. Soc. Path. exot., 57 (3) : 619-626.
- Coz, J., GRUCHET, H., CHAUVET, G. & Coz, M. — 1961 — Estimation du taux de survie chez les Anophèles.
Bull. Soc. Path. exot., 54 (6) : 1353-1358.
- CRISP, G. — 1956 — *Simulium* and Onchocerciasis in the Northern territories of Gold Coast.
H. K. Lewis & Co. Ltd., London : 176 pages, 51 figures.
- CROSSKEY, R. W. — 1955 — Observations on the bionomics of *Simulium damnosum* Theo. (Diptera, Simuliidae) in Northern Nigeria.
Ann. trop. Med. Parasit., 49 : 142-153.

- CROSSKEY, R. W. — 1956 — The distribution of *Simulium damnosum* Theo. in Northern Nigeria. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 50 (4) : 379-392.
- CROSSKEY, R. W. — 1957 — Further observations on infections of *Simulium damnosum* with *Onchocerca volvulus* in Northern Nigeria. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, 51 (6) : 541-548.
- CROSSKEY, R. W. — 1957 — The Simuliidae (Diptera) of Northern Nigeria. *Bull. ent. Res.*, 48 : 59-74.
- CROSSKEY, R. W. — 1958 — The body weight in unfed *Simulium damnosum* Theo. and its relation to the time of biting, the fat body and age. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 52 : 149-157.
- CROSSKEY, R. W. — 1962 — Observations on the uptake of human blood by *Simulium damnosum*: The engorgement time and size of the blood-meal. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 56 : 141-148.
- DALMAT, H. T. — 1952 — Longevity and further flight range studies on the black flies (Dipt. Simuliidae) with the use of dyemarkers. *Ann. ent. Soc. Amer.*, 45 : 23-37.
- DALMAT, H. T. — 1955 — The black flies (Diptera, Simuliidae) of Guatemala and their role as vectors of onchocerciasis. *Smithson misc. Coll.* 125 (1) : 425 pages.
- DALMAT, H. T. & GIBSON, C. L. — 1952 — A study of the flight range and longevity of black flies (Diptera, Simuliidae) infected with *Onchocerca volvulus*. *Ann. ent. Soc. Amer.*, 45 : 605-612.
- DAVIES, D. M. — 1950 — A study of the black fly population of a stream in Algonquin Park, Ontario. *Trans. R. Canad. Inst.*, 28 : 121-160.
- DAVIES, D. M. — 1952 — The population and activity of adult females black-flies in the vicinity of a stream in Algonquin Park, Ontario. *Can. J. Zool.*, 30 : 287-321.
- DAVIES, J. B. — 1962 — Egg-laying habits of *Simulium damnosum* Theobald and *Simulium medusaeforme* form *hargreavesi* Gibbins in Northern Nigeria. *Nature*, London, 196 (4850) : 149-150.
- DAVIES, J. B. — 1963 — Further distribution records of the black flies (Diptera, Simuliidae) of Nigeria with notes on the occurrence of *Simulium damnosum* Theo. in abnormal situations. *J. West afr. Sci. Ass.*, 7 (2) : 134-137.
- DAVIES, L. — 1954 — Observations on *Prosimulium ursinum* Edw. at Holandsfjord, Norway. *Oikos*, 5 (1) : 94-98.
- DAVIES, L. — 1955 — Behaviour of young and old females of the black fly *Simulium ornatum* Meig. *Nature*, London, 176 : 979-980.
- DAVIES, L. — 1957 — A study of the black-fly, *Simulium ornatum* Mg. (Diptera) with particular reference to its activity on grazing cattle. *Bull. ent. Res.* 48 (2) : 407-424.
- DAVIES, L. — 1957 — A study of the age of females of *Simulium ornatum* Mg. (Diptera) attracted to cattle. *Bull. ent. Res.*, 48 (3) : 535-552.
- DAVIES, L. — 1961 — Ecology of two *Prosimulium* species (Dipt.) with reference to their ovarian cycles. *Canad. ent.*, 93 (12) : 1113-1140.
- DAVIES, L. — 1963 — Seasonal and diurnal changes in the age-composition of adult *Simulium venustum* Say (Diptera) population near Ottawa. *Canad. ent.*, 95 (6) : 654-667.
- DETINOVA, T. S. — 1955 — [Fécondité d'*A. maculipennis*]. *Med. Parazit. (Mosk.)*, 24 : 6 pages ; en russe.
- DETINOVA, T. S. — 1963 — Méthode à appliquer pour classer par groupes d'âge les Diptères présentant une importance médicale. *Org. Mond. Santé*, série de monographies, 47 : 220 pages.

- DETINOVA, T. S. & BELTYUKOVA, K. N. — 1958 — [On the number of gonotrophic cycles in black flies (*Simuliidae*) near Krasnoyarsk (Siberia)].
Med. Parazit. (Mosk.), 27 : 686-688 ; en russe.
- DETINOVA, T. S. & GILLIES, M. T. — 1963 — Preliminary report on the possibility of the determination of physiological age in *Anopheles gambiae* and *Anopheles funestus*.
WHO Mal. 379 : 8 pages.
- DRACH, P. — 1950 — Les peuplements des fonds rocheux en zone littorale.
Colloque international: Écologie des groupements animaux et mixtes, Paris : 7 pages.
- DRY, F. W. — 1921 — Trypanosomiasis in the absence of tsetse and a human disease possibly carried by *Simulium* in Kenya colony.
Bull. ent. Res., 12 : 233-238.
- DUKE, B. O. L. — 1960 — Studies on the biting habits of *Chrysops*. VII. The biting cycle of nulliparous and parous *C. silacea* and *C. dimidiata* (Bombe form).
Ann. trop. Med. Parasit., 54 : 147-155.
- DUKE, B. O. L. — 1962 — Studies on factors influencing the transmission of Onchocerciasis. II. The intake of *Onchocerca volvulus* microfilariae by *Simulium damnosum* and the survival of the parasites in the fly under laboratory conditions.
Ann. trop. Med. Parasit., 56 : 255-263.
- DUKE, B. O. L. & BEESLEY, W. N. — 1958 — The vertical distribution of *Simulium damnosum* bites on the human body.
Ann. trop. Med. Parasit., 52 : 274-281.
- FAIN, A. — 1949 — Simulies du Kivu (Congo belge).
Rev. Zool. Bot. Afr., 42 : 295-298.
- FAIN, A. — 1950 — Simulies d'élevage et de capture du Ruanda Urundi.
Rev. Zool. Bot. Afr., 43 : 228-239.
- FALLIS, A. M. & SMITH, S. M. — 1964 — Ether extracts from birds and CO₂ as attractants for some ornithophilic Simuliids.
Can. J. Zool., 42 : 723-730.
- FREDEEN, F. J. H. — 1956 — Black flies (*Diptera; Simuliidae*) of the agricultural areas of Manitoba, Saskatchewan, and Alberta.
Proc. 10^e Intern. Congr. Entomol., Montréal, 3 : 819-824.
- FREDEEN, F. J. H., REMPEL, J. G. & ARNASON, A. P. — 1951 — Egg laying, over-wintering stages, and life-cycle of *Simulium arcticum* Mall. (Dipt. Simuliidae).
Canad. ent., 83 : 73-76.
- FREEMAN, P. & DE MEILLON, B. — 1953 — Simuliidae of the Ethiopian Region.
British Mus. (Nat. Hist.), London : 224 pages.
- GARRETT-JONES, C. — 1957 — Migratory flight in *Anopheline* Mosquitoes in the middle-east.
Bull. endemic Diseases (Bagdad), 2 : 79-87.
- GARRETT-JONES, C. — 1962 — The possibility of active long-distance migrations by *Anopheles pharoensis* Theobald.
Bull. Org. mond. Santé, 27 : 299-302.
- GIBBINS, E. G. — 1933 — Studies on ethiopian Simuliidae. *Simulium damnosum* Theo.
Trans. R. ent. Soc., Lond., 81 : 37-51.
- GIBBINS, E. G. — 1936 — Uganda *Simuliidae*.
Trans. R. ent. Soc., Lond., 85 : 217-242.
- GIBBINS, E. G. — 1941 — Notes on ethiopian *Simuliidae* (III).
E.-Afr. med. J., 18 : 210-218.
- GIGLIOLI, M. E. C. — 1965 — The problem of age grading *Anopheles gambiae melas* by Polovodova's technique.
Cahiers ORSTOM, Ent. méd., 3-4 : 157-177.
- GILLET, J. D. — 1957 — Age analysis in the biting cycle of the mosquito *Taeniorhynchus (Mansonioides) africanus* Th., based on the presence of parasitic mites.
Ann. trop. Med. Parasit., 51 : 151-158.
- GILLIES, M. T. — 1953 — The duration of the gonotrophic cycle in *Anopheles gambiae* and *Anopheles funestus* with a note on the efficiency of hand catching.
E.-Afr. med. J., 30 : 129-135.

- GILLIES, M. T. — 1955 — The pre-gravid phase of ovarian development in *Anopheles funestus*. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 49 : 320-325.
- GILLIES, M. T. — 1957 — Age-groups and the biting cycle in *Anopheles gambiae*. A preliminary investigation. *Bull. ent. Res.*, 48 : 553-559.
- GILLIES, M. T. — 1958 — A review of some recent russian publications on the technique of age determination in *Anopheles*. *Trop. Dis. Bull.*, 55 (7) : 713-721.
- GILLIES, M. T. — 1962 — Radioisotopes in tropical Medicine. *I.A.E.A. (Vienne)* : 267-282.
- GILLIES, M. T. & WILKES, T. J. — 1963 — Observations on nulliparous and parous rates in a population of *Anopheles funestus* in East Africa. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 57 : 204-213.
- GLICK, P. A. — 1939 — The distribution of insects, spiders, and mites in the air. *U.S.D.A., Techn. Bull.*, 673 : 51 pages.
- GRENIER, P. — 1948 — Contribution à l'étude biologique des Simulides de France. *Physiol. Comp. et Écol.*, 1 (3/4) : 165-330 (Mémoire pub. le 1-10-49).
- GRENIER, P. — 1953 — Simuliidae de France et d'Afrique du Nord. *Encyclopédie entomologique*, Lechevalier éd., Paris, 29 : 170 pages, 248 figures.
- GRENIER, P. — 1959 — Remarques concernant le fonctionnement des mandibules chez les femelles de Diptères hématophages Nématocères et Brachycères. *Ann. Parasit. hum. & comp.*, 34 (4) : 565-585.
- GRENIER, P. & BERTRAND, N. — 1949 — Un cas d'intersexualité chez *Simulium auricoma* Mg. (Dipt.). Remarques concernant la question des mâles dichoptiques chez les *Simuliidae*. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 83 : 387-391.
- GRENIER, P. & FERAUD, L. — 1960 — Étude biométrique et morphologique de la croissance larvaire chez *Simulium damnosum* Theobald. *Bull. Soc. Path. exot.*, 53 (3) : 563-581.
- GRENIER, P., GERMAIN, M. & MOUCHET, J. — 1965 — Observations morphologiques et biologiques sur les stades préimaginaux d'une Simulie (*S. bernerii kumboense* n. ssp.) associée aux larves d'*Elassoneuria* (Ephemeroptera : Oligoneuridae). *Bull. Soc. Path. exot.*, 58 (2) : 276-291.
- GRENIER, P., HAMON, J. & RICKENBACH, A. — 1955 — Simuliidae d'Afrique occidentale française (Haute-Volta, Dahomey, Soudan français, Sénégal, Côte d'Ivoire). *Bull. Soc. Path. exot.*, 48 (6) : 885-891.
- GRENIER, P. & MOUCHET, J. — 1958 — Premières captures au Cameroun d'une simulie du complexe *neavei* sur des crabes de rivières et de *Simulium bernerii* Freeman sur des larves d'Éphémères. Remarques sur la signification biologique de ces associations. *Bull. Soc. Path. exot.*, 51 (6) : 968-980.
- GRENIER, P. & OVAZZA, M. — 1951 — Simulies du Moyen Congo. *Bull. Soc. Path. exot.*, 44 (3/4) : 222-234.
- GRENIER, P., OVAZZA, M. & VALADE, M. — 1960 — Notes biologiques et faunistiques sur *S. damnosum* et les Simuliidae d'Afrique occidentale (Haute-Volta, Côte d'Ivoire, Dahomey, Soudan). *Bull. I.F.A.N.*, 22 (3) : 892-918.
- GRENIER, P. & TAUFFLIEB, R. — 1952 — Remarques sur les techniques modernes de montage rapide des Insectes et l'utilisation des Résines polyvinyliques en microscopie. *Bull. Soc. Path. exot.*, 45 (2) : 208-212.
- GORDON, R. M. & CREWE, W. — 1948 — The mechanism by which mosquitoes and tse-tse flies obtain their blood-meal and the histology of the lesions produced, and the subsequent reactions of mammalian host ; together with some observations on the feeding of *Chrysops* and *Cimex*. *Ann. trop. Med. Parasit.*, 42 : 334-356.
- GRUCHET, H. — 1962 — Étude de l'âge physiologique des femelles d'*Anopheles funestus* Giles dans la région de Miandrivazo, Madagascar. *Bull. Soc. Path. exot.*, 55 (1) : 165-174.

- HADDOW, A. S. — 1952 — Further observations on the biting habits of Tabanidae in Uganda.
Bull. ent. Res., 42 : 659-674.
- HADDOW, A. S. — 1954 — Biting activities of african mosquitoes.
Bull. ent. Res., 45 : 199-242.
- HADDOW, A. S. — 1961 — Entomological studies from a high tower in Mpanga forest (Uganda). VII. The biting behaviour of Mosquitoes and Tabanids.
Trans. R. ent. Soc., Lond., 113 : 315-335.
- HAMON, J. — 1962 — Les moustiques anthropophiles de la région de Bobo-Dioulasso, République de Haute-Volta. Cycles d'agressivité et variations saisonnières.
Ann. Soc. entom. Fr., 139 : 85-144.
- HAMON, J. — 1962 — Étude de l'âge physiologique des femelles d'Anophèles dans les zones traitées au DDT et dans celles non traitées de la région de Bobo-Dioulasso, Haute-Volta.
Bull. Org. mond. Santé, 28 : 83-109.
- HAMON, J. — 1964 — Observations sur l'emploi des moustiquaires pièges pour la capture semi-automatique des moustiques.
Bull. Soc. Path. exot., 57 (3) : 576-588.
- HAMON, J., CHAUVET, G. & THELIN, L. — 1961 — Observations sur les méthodes d'évaluation de l'âge physiologique des femelles d'Anophèles.
Bull. Org. mond. Santé, 24 : 437-443.
- HAMON, J., GRJEBINE, A., ADAM, J. P., CHAUVET, G., COZ, J. & GRUCHET, H. — 1961 — Méthodes d'évaluation de l'âge physiologique des moustiques.
Bull. Soc. entom. Fr., 66 : 137-161.
- HARGREAVES, H. — 1925 — Annual report of the Government Entomologist. Uganda.
Ann. Rept. Dept. Agriculture : 21-28.
- HARKER, J. E. — 1961 — Diurnal rhythms.
Ann. Rev. Entomol., 6 : 131-144.
- HOCKING, B. — 1953 — The intrinsic range and speed of flight of insects.
Trans. R. ent. Soc., Lond., 104 : 223-345.
- HOLSTEIN, M. — 1953 — Enquête sur l'onchocercose le long de la Volta noire.
Bull. Soc. Path. exot., 46 (3) : 329-334.
- HORSFALL, W. R. — 1954 — A migration of *Aedes vexans* Meigen.
J. econ. Ent., 47 : 544.
- IDE, F. P. — 1940 — Quantitative determination of the insect fauna of rapid water.
Univ. Toronto Stud. ; biol. Ser., 47 : 1-20.
- JACKSON, C. H. M. — 1941 — The analysis of tse-tse flies.
Ann. Eugen., 10 (4) : 332-369 (in RAE 1941, page 123).
- JENKINS, D. W. — 1964 — Pathogens, parasites and predators of medically important arthropodes. Annotated list and bibliography.
Bull. Org. mond. Santé, 30 (supplément) : 150 pages.
- JENKINS, D. W. & HASSETT, C. C. — 1951 — Dispersal and flight range of subarctic mosquitoes marked with radiophosphorus.
Can. J. Zool., 29 (1) : 178-187.
- JOHNSON, C. G. — 1954 — Aphid migration in relation to weather.
Biol. Revs., Cambridge, Phil. Soc., 29 : 87-118.
- JOHNSON, C. G. — 1960 — A basis for a general system of Insect migration and dispersal by flight.
Nature, London, 186 : 348-350.
- KENNEDY, J. S. — 1950 — Aphid migration and the spread of plant viruses.
Nature, London, 165 : 1024.
- KENNEDY, J. S. — 1951 — The migration of the desert Locust (*Schistocerca gregaria* Forsk.).
Phil. Trans. Roy. Soc., London (B), 235 : 163-290.
- KENNEDY, J. S. & STROYAN, H. L. G. — 1959 — Biology of Aphids.
Ann. Rev. Entomol., 4 : 139-160.
- KIRK, R. — 1947 — Observations on Onchocerciasis in the Bahr-el-Ghazal Province of the Sudan.
Ann. trop. Med. Parasit., 41 : 357-364.
- KOJEVNIKOV, G. A. — 1903 — Observations sur la biologie d'*Anopheles*, réunies par l'expédition paludologique du Voronej.
Recueil de travaux sur le Paludisme en Russie : 69 pages.

- LAGRAULET, J. & AMMANN, F. — 1961 — Différences d'aspect clinique de l'onchocercose en Afrique noire selon la localisation géographique.
Bull. Soc. Path. exot., 54 (6) : 1320-1327.
- LAMONTELLERIE, M. — 1963 — Observations sur *Simulium adersi* Pomeroy en zone de savane sèche (Région de Garango, Haute-Volta).
Bull. I.F.A.N., 25 (2) : 467-484.
- LAIRD, M. — 1963 — Vector ecology and integrated control procedures.
Bull. Org. mond. Santé, 29 : 147-151.
- LE BERRE, R., BALAY, G., BRENGUES, J. & Coz J. — 1964 — Biologie et écologie de la femelle de *Simulium damnosum* Theobald, 1903, en fonction des zones bioclimatiques d'Afrique occidentale. Influence sur l'épidémiologie de l'onchocercose.
Bull. Org. mond. Santé, 31 : 843-855.
- LEBIED, B. — 1950 — Une nouvelle théorie endémiologique. Sur le rôle de la fonction du parasitisme x mécanisme de vol du vecteur comme facteur décisif de l'établissement du foyer de l'endémicité de l'onchocercose et de filarioses en général.
Imp. Darantière, Dijon : 54 pages, 6 tableaux, 17 figures.
- LEBIED, B. — 1961 — Introduction à la théorie de l'évolution intrasyncytiale des Filariata. I. Sur la phagocytose des microfilaires *Onchocerca volvulus* par les fibres musculaires thoraciques chez *Simulium*.
Riv. Parasit., 22 (2) : 107-136.
- LEBRUN, A. — 1954 — Méthodes de prophylaxie de la filariose *Onchocerca volvulus*.
Ann. Soc. belge Med. trop., 34 : 751-761.
- LEWIS, D. J. — 1948 — The *Simuliidae* of the anglo-egyptian Sudan.
Trans. R. ent. Soc., Lond., 99 : 475-496.
- LEWIS, D. J. — 1953 — *Simulium damnosum* and its relation to onchocerciasis in the anglo-egyptian Sudan.
Bull. ent. Res., 43 : 597-644.
- LEWIS, D. J. — 1956 — Biting times of parous and nulliparous *Simulium damnosum*.
Nature, London, 178 : 98-99.
- LEWIS, D. J. — 1956 — *Simulium damnosum* in the Tonkolili Valley, Sierra Leone.
Proc. 10^e Intern. Congr. Entomol., Montreal, 3 : 541-550.
- LEWIS, D. J. — 1957 — Aspects of the structure, biology and study of *Simulium damnosum*.
Ann. trop. Med. Parasit., 51 : 340-358.
- LEWIS, D. J. — 1958 — Observations on *Simulium damnosum* Theo. at Lokoja in Northern Nigeria.
Ann. trop. Med. Parasit., 52 : 216-231.
- LEWIS, D. J. — 1958 — Some observations on *Ceratopogonidae* and *Simuliidae* (Diptera) in Jamaica.
Ann. Magaz. Nat. Hist., 13 : 721-732.
- LEWIS, D. J. — 1960 — Observations on the *Simulium neavei* complex at Amani in Tanganyika.
Bull. ent. Res., 51 (1) : 95-113.
- LEWIS, D. J. — 1960 — Observations on *Simulium damnosum* in the Southern Cameroons and Liberia.
Ann. trop. Med. Parasit., 54 : 208-223.
- LEWIS, D. J. — 1960 — Some recent observations on African Simuliids.
11^e Int. Kongr. Ent. Wien, 3 : 131-134.
- LEWIS, D. J. & IBAÑEZ DE ALDECOA, R. — 1962 — Simuliidae and their relation to human onchocerciasis in northern Venezuela.
Bull. Org. mond. Santé, 27 : 449-464.
- LEWIS, D. J., LYONS, G. R. L. & MARR, J. D. M. — 1961 — Observations on *Simulium damnosum* from the red Volta in Ghana.
Ann. trop. Med. Parasit., 55 : 202-210.
- LUMSDEN, W. H. R. — 1952 — The crepuscular biting activity of insects in the forest canopy in Bwanba, Uganda. A study in relation to the sylvan epidemiology of yellow fever.
Bull. ent. Res., 42 : 721-760.

- MACREARY, D. & STEARNS, L. A. — 1937 — Mosquito migration across Delaware bay.
Mosq. Extern. Comm., 24th Ann. Meeting, 40 : 188-197.
- MARCHOUX, E., SALIMBENI, A. & SIMOND, P. L. — 1903 — La fièvre jaune. Rapport de la Mission française.
Ann. Inst. Pasteur, Paris, 17 : 665.
- MARCOVITCH, N. J. — 1938 — [Maturation des œufs d'*Anopheles bifurcatus* sans alimentation des adultes].
Med. Parazit. (Mosk.), 7 : 897 ; en russe.
- MARLIER, G. — 1950 — Sur deux larves de *Simulium* commensales de nymphes d'Éphémères.
Rev. Zool. Bot. Afr., 43 : 135-144.
- MARR, J. D. M. — 1962 — The use of an artificial breeding-site and cage in the study of *Simulium damnosum* Theobald.
Bull. Org. mond. Santé, 27 : 622-629.
- MARR, J. D. M. & LEWIS, D. J. — 1963 — Colour variation in *Simulium damnosum*.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 57 (1) : 7.
- MARR, J. D. M. & LEWIS, D. J. — 1964 — Observations on the dry-season survival of *Simulium damnosum* Theo. in Ghana.
Bull. ent. Res., 55 : 548-564.
- MATHESON, R. — 1944 — Handbook of the Mosquitoes of North America.
Ithaca, N. Y. Comstock Publ. Co. : 314 pages.
- MATTINGLY, P. F. — 1962 — Mosquito behaviour in relation to disease eradication program.
Ann. Rev. Entom., 7 : 419-436.
- MEILLON, B. de — 1957 — Bionomics of the vectors of onchocerciasis in the ethiopian geographical region.
Bull. Org. mond. Santé, 16 : 509-522.
- MER, G. G. — 1932 — The determination of the age of *Anopheles* by differences in the size of the common oviduct.
Bull. ent. Res., 23 : 563.
- MER, G. G. — 1936 — Experimental study on the development of the ovary in *A. elutus* Edw. (Dipt. Culic.).
Bull. ent. Res., 27 : 351.
- MUIRHEAD-THOMSON, R. C. — 1957 — The development of *Onchocerca volvulus* in laboratory reared *Simulium damnosum* Theobald.
Amer. J. trop. Med. Hyg., 6 : 912-913.
- MUIRHEAD-THOMSON, R. C. — 1957 — Effect of dessication on the eggs of *Simulium damnosum* Theobald.
Nature, London, 180 : 1432-1433.
- OVAZZA, M., COZ, J. & OVAZZA, L. — 1965 — Étude des populations de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera : Simuliidae) en zone de gîtes non permanents. I. Observations sur les variations de quelques-uns des caractères utilisés dans l'estimation de l'âge physiologique.
Bull. Soc. Path. exot. (Séance de juillet 1965, à paraître).
- OVAZZA, M., OVAZZA, L. & BALAY, G. — 1965 — Étude des populations de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera : Simuliidae) en zone des gîtes non permanents. II. Variations saisonnières apparaissant dans les populations adultes et préimaginales. Discussion de différentes hypothèses tendant à expliquer le maintien de l'espèce dans ces zones.
Bull. Soc. Path. exot. (Séance de juillet 1965, à paraître).
- PACAUD, A. — 1949 — Relations topographiques et significations fonctionnelles de la localisation du glycogène dans le mésenteron de larves de *Simulium* (Diptères) au dernier stade.
C. R. Acad. Sci., Paris, 228 : 1664-1665.
- PAJOT, F. X. — 1964 — Contribution à l'étude de la biologie d'*Anopheles caroni* Adam (Diptera-Culicidae).
En cours de publication.
- PAL, R. — 1943 — On the bionomics of *Anopheles culicifacies* I : Longevity under controlled conditions of temperature and humidity.
J. Malaria Inst. India, 5 : 77-85.

- PEARSON, K. & BLAKEMAN, J. — 1906 — Mathematical contributions to the theory of evolution. XV. A mathematical theory of random migration.
Drap. Co. R. Mem. Biom. Ser., 3 : 54 pages.
- PERRY, R. L. — 1912 — Malaria in the jeypore Hill tract and adjoining Coastland.
Paludism, 5 : 32.
- PETERSON, B. V. — 1962 — Observations on mating swarms of *Simulium venustum* Say and *Simulium vittatum* Zetterstedt. (Dipt. Simuliidae).
Proc. Entomol. Soc. Ont., 92 : 188-190.
- PHELPS, R. J. & DE FOLIART, G. R. — 1964 — Nematode Parasitism of *Simuliidae*.
Univers. of Wisconsin, Res. Bull., 245 : 73 pages.
- POLOVODOVA, V. P. — 1947 — Modifications dues à l'âge dans l'appareil reproducteur femelle d'*Anophèles* et composition par âge de populations de moustiques.
Rostov sur le Don. *Thèse* (in DETINOVA, 1963).
- POLOVODOVA, V. P. — 1949 — [Détermination de l'âge physiologique d'*Anophèles* femelles].
Med. Parazit. (Mosk.), 18 : 352 ; en russe.
- POMEROY, A. W. J. — 1916 — Notes on five North-American buffalo-gnats of the genus *Simulium*.
Bull. U. S. Dep. Agric., 329.
- PROKOFYEVA, K. K. — 1957 — [On the gonotrophic cycle of bloodsucking black flies (*Simuliidae*) in East Siberia.]
Zool. Zh. Moskva, 36 : 1831-1840 ; en russe.
- PUYUELO, R. & HOLSTEIN, M. — 1950 — L'Onchocercose humaine en Afrique noire française, maladie sociale.
M. Lecoq éd., Marseille : 116 pages.
- QUTUBUDDIN, M. — 1953 — The emergence and sex-ratio of *Culex fatigans* Wied. (Diptera, Culicidae) in laboratory experiments.
Bull. ent. Res., 43 : 549-565.
- REMAUDIÈRE, G. — 1947 — Faits biologiques nouveaux sur le criquet migrateur (*Locusta migratoria* L.) dans son foyer des Landes de Gascogne.
C. R. Acad. Sci., Paris, 224 : 68-70.
- REMPEL, J. G. & ARNASON, A. P. — 1947 — An account of three successive outbreaks of the Blackfly *Simulium arcticum*, a serious livestock pest in Saskatchewan.
Sci. Agric., 27 : 428-445.
- RIoux, J. A. — 1958 — Les Culicides du « Midi » méditerranéen.
Encyclopédie entomologique, Lechevalier éd. Paris, 35 : 303 pages, 156 figures.
- RODGER, F. C. — 1957 — New observations on ocular onchocerciasis related pathological methods and the pathogenesis of the various eye lesions.
Bull. Org. mond. Santé, 16 : 495-508.
- RODGER, F. C. & BROWN, J. A. C. — 1957 — Assessment of the density of infection with onchocerciasis and the probable level of safety from its ocular complications.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 51 : 271-282.
- ROUBAUD, E. — 1929 — Cycle autogène d'attente et générations hivernales suractives inapparentes chez le moustique commun *Culex pipiens*.
C. R. Acad. Sci., Paris, 188 : 735.
- ROULE, L. — 1963 — Les radioéléments en parasitologie humaine.
C.E.A., monographies, Paris, 31 : 58 pages.
- RUBTZOV, I. A. — 1936 — [Notes on the biology and ecology of Blackflies (*Simuliidae*)].
Mag. Paras. Inst. Zool. Acad. Sci., URSS, 6 ; en russe.
- RUBTZOV, I. A. — 1955 — [Variations in activity and blood sucking in connection with gonotrophic cycle in *Simuliidae*].
Trans. Zool. Inst. Acad. Sci., URSS, 21 : 353-364 ; en russe, traduction anglaise.
- RUBTZOV, I. A. — 1956 — [Nutrition and facultativity of blood thirstiness in Blackflies].
Entom. Obozr., Moskva, 35 : 731-751 ; en russe.
- RUSSELL, P. F., KNIPE, F. W., RAO, T. R. & PUTNAM, P. — 1944 — Some experiments on flight range of *Anopheles culicifacies*.
J. exp. Zool., 97 : 135-163.

- RUSSELL, P. F. & RAO, T. R. — 1942 — Observations on longevity of *Anopheles culicifacies* imagines.
Amer. J. trop. Med., 22 : 517-533.
- SCHNEIDER, F. — 1962 — Dispersal and migration.
Ann. Rev. Entomol., 7 : 223-242.
- SELLA, M. — 1920 — The antimalaria campaign at Fiumicino (Rome) with epidemiological and biological notes.
Inst. J. Publ. Health, 1 : 316.
- SHIPITSINA, N. K. — 1963 — [Infestation of Simuliids (Diptera) with their parasites and its effect upon ovarian functioning].
Zool. Zh., Moskva, 42 : 291-294 ; en russe.
- SINTON, J. A. & SHUTE, P. G. — 1938 — A report on the longevity of mosquitoes in relation to the transmission of Malaria in nature.
Min. Hlth. Rpts. Publ. Hlth & Med., 85 : 45 pages.
- SNOW, W. E. & PICKARD, E. — 1956 — Correlation of vertical and horizontal flight activity in mosquitoes with marked changes in light activity.
Proc. 10^e Intern. Congr. Entomol., Montréal, 2 : 707.
- SOMMERMANN, K. M. — 1962 — Notes on two species of Oreogeton predaceous on black fly larvae. Diptera : Empididae & Simuliidae.
Proc. entom. Soc., Washington, 64 : 123-129.
- STRONG, R. P., BECQUAERT, J. C., SANDGROUND, J. D. & MUNOZ, O. M. — 1934 — Onchocerciasis with special reference to the Central american form of the disease.
Harvard Univ. Press. : 234 pages, 103 figures.
- SWELLENGREBEL, N. H. — 1929 — La dissociation des fonctions sexuelles et nutritives (dissociation gonotrophique) d'*Anopheles maculipennis* comme cause du Paludisme dans les Pays-Bas et ses rapports avec l'« infection domiciliaire ».
Ann. Inst. Pasteur, Paris, 43 : 1370-1389.
- TENDEIRO, J. — 1963 — Estudos sobre Simulios na Guiné Portuguesa.
Garcia de Orta, Lisboa, 11 : 243-252.
- TIMOFEEVA, L. V., MITROFANOV, A. M., MARKOVITCH, M. I., MURAVIEVA, T. V., SHAN'KOV, M. E. & TUPITZINE, L. F. — 1962 — [Essai couronné de succès dans la lutte contre les simulies (Diptera, Simuliidae) par le traitement des lieux de reproduction].
Med. Parazit. (Mosk.), 31 : 3-9 ; en russe, traduction française.
- TROCHAIN, J. L. — 1957 — Accord inter-africain sur la définition des types de végétation de l'Afrique tropicale.
Bull. Inst. Ét. centrafr., Brazzaville, 13/14 : 55-93.
- UNDERHILL, G. W. — 1940 — Some factors influencing feeding activity of Simuliids in the field.
J. econ. Ent., 33 : 915-917.
- USOVA, Z. V. & KULIKOVA, Z. P. — 1958 — [The activity of black flies (Diptera, Simuliidae) in Karelia].
Ent. Obozr., Moskva, 37 : 869-882 ; en russe, traduction anglaise.
- VANEY, C. — 1902 — Contribution à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères.
Ann. Univ., Lyon, 1 (9).
- VATTIER, G. — 1964 — Étude de caractères morphologiques et anatomiques en relation avec l'âge physiologique des femelles de Glossines.
Cahiers ORSTOM, Ent. méd., 2 : 21-53.
- VELLIEUX, M., OLIVEAU, G., LE BRETON & AUBRY, M. — 1958 — L'Onchocercose oculaire africaine.
Arch. Ophtalm., 18 : 543-54.
- VOLOZINA, N. V. — 1963 — Correlation between the body-weight, potential fecundity and the amount of blood ingested in mosquitoes of the genus *Aedes*.
Med. Parazit. (Mosk.), 32 : 515-21 (analyse in *Bull. Inst. Pasteur*, 1964 : 3084).
- WANSON, M. — 1950 — Contribution à l'étude de l'onchocercose africaine humaine (Problème de prophylaxie à Léopoldville).
Ann. Soc. belge Med. trop., 30 : 667-831.

- WANSON, M., COURTOIS, L. R. & LEBIED, B. — 1949 — L'éradication du *Simulium damnosum* Theobald à Léopoldville.
Ann. Soc. belge Med. trop., 29 : 373-403.
- WANSON, M. & HENRARD, C. — 1944 — Les simulies de Léopoldville : description d'espèces nouvelles.
E. Afr. med. J., 21 : 34-47.
- WANSON, M. & HENRARD, C. — 1945 — Habitat et comportement larvaire du *Simulium damnosum* Theobald.
Rec. Trav. Sci. Med. Congo belge, 4 : 113-121.
- WANSON, M. & LEBIED, B. — 1948 — Le cycle gonotrophique de *Simulium damnosum*.
Rev. Zool. Bot. Afr., 41 : 66-82.
- WHARTON, J. D. & JACHOWSKI, L. A. — 1950 — Development of methods for control of filariasis in american Samoa. Analysé par IYENGAR, M.O.T. = *Commission du Pacifique sud, Doc. techn.*, 129 : 35.
- WELCH, H. E. — 1964 — Mermithid parasites of black-flies.
Bull. Org. mond. Santé, 31 : 857-863.
- WENK, P. — 1962 — Anatomie des Kopfes von *Wilhelmia equina* L. (Simuliidae, syn. Melusinidae, Diptera).
Zool. Jb. Anat. Bd., 80 : 81-134.
- WENK, P. & SCHLÖRER, G. — 1963 — Wirtsorientierung und Kopulation bei blutsaugenden Simuliiden (Diptera).
Tropen. Parasit., 14 : 177-191.
- WIGGLESWORTH, V. B. — 1939 — The principles of insect physiology.
Methuen, London : 434 pages, 316 figures.
- WILLIAMS, C. B. — 1949 — Migration in Lepidoptera and the problem of orientation.
Proc. R. ent. Soc., Lond., 13 : 70-84.
- WILLIAMS, C. B. & DAVIES, L. — 1957 — Simuliidae attracted at night to a trap using ultra-violet light.
Nature, London, 179 : 924-925.
- WILLIAMS, T. R. & OBENG, L. — 1962 — A comparison of two methods of estimating changes in *Simulium* larval populations with a description of new method.
Ann. trop. Med. Parasit., 56 : 359-361.
- WILTSHIRE, E. P. — 1946 — Studies in the geography of Lepidoptera. III. Some middle east migrants, their phenology and ecology.
Trans. R. ent. Soc., Lond., 96 : 163-182.
- WOLFE, L. S. & PETERSON, D. G. — 1958 — A new method to estimate levels of infestations of black fly larvae (Dipt. Simuliidae).
Can. J. Zool., 36 : 863-867.
- WOODRUFF, A. W., BARNLEY, G. R., HOLLAND, J. T., JONES, D. E., MC CRAE, A. W. R., & MC LAREN, D. S. — 1963 — Onchocerciasis and the eye in Western Uganda.
Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg., 57 : 50-63.
- WU, YI FANG. — 1931 — A contribution to the biology of *Simulium*.
Pap. Mich. Acad. Sci. Arts Letters, 13 : 543-599.
- YAGUSINSKAYA, L. W. — 1940 — [Présence d'une membrane péritrophique dans l'estomac de femelles adultes d'*Anopheles maculipennis*].
Med. Parazit. (Mosk.), 9 : 601-602 ; en russe.
- ZETEK, J. — 1913 — Determining the flight of Mosquitoes.
Ann. ent. Soc. Amer., 6 : 5-21.
- ZIVKOVITCH, V. — 1960 — La répartition et l'importance des Simulies (Diptera, Simuliidae) en Yougoslavie.
11^e Inter. Kongr. Ent., Wien, 1 : 506-509.

ADDENDUM

N'ayant eu connaissance de la monographie d'ADJANOHOON (1964), qu'après que le présent travail ait été remis à l'éditeur, il est devenu indispensable que nous précisions ici ce que nous entendons par « savane guinéenne ». En effet, cet auteur définit de manière très précise (p. 124) ce type de végétation et le situe entre la forêt dense semi-décidue et la forêt claire.

Dans le présent travail, suivant en cela CHAPIN (1923-1932) et de nombreux zoo-géographes, nous groupons sous ce terme non seulement la savane guinéenne au sens strict d'ADJANOHOON, mais également la forêt claire telle qu'elle a été définie à Yangambi (TROCHAIN, 1957).

ADJANOHOON (E), 1964. — Végétation des savanes et des rochers découverts en Côte d'Ivoire centrale.

Mém. ORSTOM, n° 7 : 178 pages, 16 tableaux, 65 photographies.

CHAPIN (J.-P.), 1923. — Ecological aspects of bird distribution in tropical africa.

Amer. Nat., 57 : 106-125.

CHAPIN (J.-P.), 1932. — The birds of the belgian Congo (1).

Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 65.

TROCHAIN (J.-L.), 1957. — Voir bibliographie Générale.

INDEX ALPHABÉTIQUE

A

accouplement : voir fécondation.
 activité : 57-107, 114 ; voir rythmes.
Aedes sp. : 50.
 aegypti : 58, 83, 109.
 communis : 83, 110.
 sollicitans : 84.
 vexans : 84.
Anopheles caroni : 38.
 coustani : 59.
 culicifacies : 78, 108, 110.
 flavicosta : 59.
 funestus : 43, 44, 59.
 gambiae : 43, 44, 47, 59, 109.
 hamoni : 38.
 maculipennis : 32, 35, 37, 43, 44, 46, 50.
 melas : 34.
 pharoensis : 83.
 pseudopunctipennis : 110.
 punctipennis : 110.
 sergenti : 84.
 âge chronologique : 21, 22, 29, 35, 36, 49, 127 ; voir également longévité.
 âge physiologique : 7, 22-36, 45, 49, 76.
 et piqûre : 58-62, 64, 72.
 et dispersion : 87-90.
 et longévité : 109-112.
 algues : 133, 134, 147-153, 161.
 anfractuosités (captures dans les) : 69, 70, 71, 75,
 appât humain, animal : voir préférences trophiques,
 échantillonnage des populations.
 autogénèse : 36, 40-42.

B

Bandama : voir Tiassalé.
Baphia bossenge : 69, 70.
 Bobo-Dioulasso : 11, 19.

C

canopée : 16, 96.
 captures : voir échantillonnage des populations.
 Chironomides : 55.
Chloris sp. : 70, 71.
Chrysops dimidiata : 59.
 silacea : 59.

Clitumnus extradentatus : 146.
 commensalisme : 141, 159-160.
 Comoë : 10, 16, 17, 85, 87, 90, 95, 96, 104, 115, 116,
 139-140, 159.
 concordance gonotrophique : 22, 42.
 conditions écologiques anormales : 29, 48, 49, 89, 109,
 112, 122, 136.
 corps gras : voir réserves abdominales.
Culex fatigans : 143, 145, 146.
 piapiens autogenicus : 40.
Culicoides furens : 40.
 cycle gonotrophique :
 généralités : 22, 23, 33, 36-49.
 nombre de : 31, 33, 34, 35, 46, 49, 109, 110, 111,
 113, 114, 126, 127-129.
 durée du : 35, 42-49, 109, 110, 113, 114, 115, 117,
 120, 122, 126, 127, 129, 165, 167.
 et lieux de repos : 72, 74, 76.
 et dispersion : 89-90.
Cnephia mutatum : 143.

D

D.D.T. : voir traitement insecticide.
 densité de population : voir dynamique des populations.
 Dia : 147.
 dilatations sur la tunica propria : 23, 30-31, 33-34, 36.
 dispersion : 2, 48, 78-107, 109, 114, 115, 117, 121, 124,
 126, 130, 133, 151, 165, 168-170.
 et activité de piqûre : 61, 66.
 et lieux de repos : 68, 73, 74, 77.
 et âge : 87-90, 92, 115.
 et dynamique des populations : 154-155,
 163.
 dissection : 4, 24, 33, 35, 113.
 matériel de : 7.
 technique de : 7-8.
 dynamique des populations : 3, 49, 53, 57, 107, 107-
 164,

E

échantillonnage des populations :
 préimaginales : 1-2, 145.
 imaginales : 2-7, 42, 58, 71, 73, 76, 77, 113-115, 117-
 118, 134.
 éclosion des imagos : 2-3, 25, 28, 42, 58, 66, 114, 159.
 épandages larvicide : voir traitement insecticide.

espèces jumelles : 41, 124.
excrétion : voir tubes de Malpighi.

F

facteurs anthropiques : 93, 94, 99, 101, 105, 153-154, 156, 163,
facteurs climatologiques (enregistrement des) : 9.
fécondation des femelles : 42, 58, 73, 79, 83, 88, 89, 91.
fécondité des femelles : 49-53.
et dynamique des populations : 107, 128, 131, 156, 163.
fixation des formes préimaginales : voir supports.
follicules dégénérés : 8, 23, 32, 34-35, 36.
Forêt tropicale (voir également Tiassalé) : 10-13, 66, 103, 115, 166-168.
funicule : voir dilatations.

G

géologie : 16, 140, 142, 144, 147.
Glossina fuscipes quanzensis : 34.
morsitans : 110.
Guéna : voir Volta noire.

H

Haematopota nefanda : 58.
haltères : 23, 24.
hydrologie : enregistrement : 10.
variations saisonnières : 131-141, 149, 152-153, 155, 157-163.
variations accidentelles : 122.
hygrométrie : enregistrement : 9, 44.
et activité de piqure : 57, 59, 62-63, 67.
et lieux de repos : 69.
et dispersion : 93, 95, 96, 101, 103, 105, 133.
et longévité : 108, 109, 110, 112, 124, 126.

J

jus sucré (repas de) : 8, 28, 36, 39, 42, 55, 58, 72, 73, 75, 76, 167.
et dispersion : 87, 89.
et longévité : 125, 126.

K

Kou : 143, 144, 146, 163.
Koulunion : 144, 146.

L

Lanviéra : 72, 148-150.
larves (et populations larvaires) : 27-28, 113-114, 119, 124.
nombre de stades : 119.
variations saisonnières : 131-154, 160.

Léraba : 16, 17, 99-100, 117-118, 150-153.
lieux de repos : 3, 39, 67, 68-77, 88.
longévité : (voir également âge chronologique) : 21-22, 28, 34-35, 49, 50, 74, 77, 99, 133, 134, 165, 167, 168, 169, 108-130.
méthodes de détermination de : 48.
variations de : 67, 123-126, 129-130, 168-169.
et parasitisme : 54, 56, 109, 110, 127, 130, 156.
luminosité : 58, 59, 60, 62-63, 131.

M

mâle : 26, 27-28, 55.
lieux de repos du : 68, 69-72, 74, 75, 77, 84, 91-92.
longévité du : 110, 112, 129-130, 143-147.
Mansonia sp. : 82.
marquage : 46, 47, 78-79, 82, 109, 110, 111, 112, 165.
méconium : 23, 86, 87, 90.
membrane péritrophique : 37, 38, 39, 54.
Mernithidae :
et dispersion : 78, 83, 86, 90.
et longévité : 127.
et dynamique des populations : 156.
méthodes de captures : 2-7.
au filet : 3, 71, 72, 75, 91, 92.
sur appât humain ou animal : voir préférences trophiques et échantillonnage des populations.
au piège : voir ce mot.
Microsporidies : 56.
migration des larves : 2, 136, 159.
des imagos : 79-80, 81, 103, 162, 164.
montage des pièces : 7.

N

Nabéré : 72.
Nasso : voir Kou.
nébulosité : 72, 93, 94, 95-96, 101, 103, 126.
nourriture larvaire : 42, 52, 125, 131, 142-147, 148, 156, 161-163, 165.
nuisance due aux piqures : 82, 128.
nymphe : 28, 113-114, 115, 119, 124, 143-151, 162.
N'zi : 10, 11, 13, 119.
Niéritié : voir Comoë.

O

œufs résiduels : 8, 32, 34-35.
Onchocerca volvulus : 7-8, 54-55, 59, 83, 84, 90, 91, 111, 127, 130, 156, 166 ; voir également Onchocercose.
Onchocercose : XIII, 24, 31.
transmission : 53-55, 58, 129, 131.
limitation de la transmission : 54, 55, 166-169.
espèces vectrices : 68.
épidémiologie : 90, 94, 104, 128-129, 152, 166-170.
ovaires : voir âge physiologique.
oviposition : 33, 43, 46, 47, 58, 69, 79, 89, 113, 126, 151.

P

- parasitisme : 8, 53-56.
 et dispersion : 82, 90, 91.
 et longévité : 110, 111, 112, 125, 127, 129,
 130, 156.
 et dynamique des populations : 156, 162-
 164, 167.
 parthénogénèse : 143.
 pendule interne : 65-66.
Periplaneta americana : 65.
Phlebotomus papatasi : 37.
 pièges : gluants : 3, 71, 73.
 mécaniques : 3.
 lumineux : 3, 47, 70, 71, 74-75, 91.
Pieris brassicae : 79, 106.
 piqûre (mécanisme, lieu, comportement de) : 36-37 ;
 voir également repas sanguin.
 Plandi : 148, 162.
 pluviométrie, pluie : 9, 63, 66, 67, 69, 131, 132, 133,
 138, 149.
 ponté : 151.
 prédateurs : 53, 125, 154, 156, 157, 162-164.
 préférences trophiques : 4, 37-39, 40, 76, 80, 125,
 155, 164, 165.
 pression barométrique : 9, 59, 96.
Prosimulium fontanum : 40.
fuscum : 31, 83.
hirtipes : 124.
mixtum : 31, 40, 111.
ursinum : 143.

R

- reliques de ponté : 8, 23, 26, 29-34, 35-36, 43, 47.
 repas sanguin : 4, 27, 29, 33, 35, 36-40, 43, 44, 48, 50,
 68, 69, 73, 74, 75, 76, 83, 88, 114, 125, 126, 128, 165,
 167.
 date du premier : 36, 43, 109, 113, 116,
 117.
 nombre par cycle gonotrophique : 36,
 38-40.
 interrompus : 38-39.
 manque de : 155-156, 163.
 digestion du : 37, 43, 44, 47, 48, 68.
 réserves abdominales : 8, 25-26, 65, 126, 127, 130.
 variations des : 25, 26.
 rétention de ponté : 29, 32, 46, 89.
 retour au gîte : 105-106.
Rhodnius sp. : 29.
 rythmes journaliers : de piqûre : 5, 6, 57-68.
 de captures dans la végétation :
 73, 74.
 de déplacement : 105.
 d'éclosion imaginale : 114.

S

- Samandéni : 18-19, 64, 71, 137, 141, 142, 144, 145,
 146, 158-159, 162.

sang : voir repas sanguin.

- Savane guinéenne : 14-17, 60-61, 64, 103, 115-118, 199.
 et Onchocercose : 152, 169-170.
 voir également Volta noire, Comoë.
 soudanienne : 18-19, 103, 121.
 et Onchocercose : 166, 168.
 voir également Ziou.

Schistocerca gregaria : 64.

Secteur préforestier : 13, 14, 121.

sex-ratio : 143-147.

silhouettes attractives : 3.

Simulium adersi : 27, 31, 69, 70, 76, 151, 153.

arcticum : 68, 80.

callidum : 68, 84, 111, 132.

cervicornutum : 150, 153.

columbaczense : 81, 131.

exiguum : 25, 31, 111,

griseicollé : 81.

medusaeforme elgonense : 70, 144, 145, 147,

148, 150, 153.

metallicum : 25, 31, 43, 84, 111, 132.

neavei : XIV. 31, 43, 58, 59, 93, 111, 132,

ochraceum : 68, 84, 111, 132.

ornatum : 4, 24, 58, 59, 115.

quadrivittatum : 43.

ruficorne : 147, 153.

rugglesi : 46, 110.

unicornutum : 13.

venustum : 3, 31, 59, 83.

vorax : 148.

spermatheque : 8, 23, 73.

Spirogyra : voir algues.

supports artificiels : 2.

naturels : 80, 113, 131, 133, 135, 138, 141,

144, 145, 154, 157-163, 165.

flottants : 141, 161.

concurrence sur les : 147-153, 154.

survie en captivité : 26, 28, 33, 41, 45, 47, 48, 111.

T

taille des individus : 50-53, 125, 126.

taux d'infestation par *O. volvulus*.

chez le vecteur : 54, 90-91, 127.

chez l'homme : 152, 166, 168-170.

température : de l'air : 9, 44, 45, 57, 59, 60, 62, 64, 65,

66, 67, 69, 73, 75, 112, 117, 126, 131.

de l'eau : 9, 26, 41, 42, 52, 125, 131,

142, 143, 150, 153.

Tiassalé : 10-13, 72, 84, 87, 94, 95, 118, 125, 134-136, 152,

157, 164.

trachéoles (et âge physiologique) : 23, 24, 74.

tractus génital : 29-36.

traitement insecticide : 2, 8, 99, 109, 113-114, 115-119,

129, 150-151, 153-154.

tubes de Malpighi : 8, 23, 27-29.

tube digestif : 8, 47, 74, 84.

tunica propria : voir dilatations.

U

usure des ailes : 23, 24.

Uapaca guineensis : 69, 70.

V

variations saisonnières de populations : 2-3, 98, 115, 131-164, 165.

de répartition de l'espèce : 10, 164.

végétation types de : 12, 13, 14-16, 18.

et lieux de repos : 68-72, 73, 75, 76, 77.

et dispersion : 82, 93, 94, 96-104, 105, 106, 125, 155.

et supports pour les formes préimaginales :

133, 136, 138, 140, 144, 145, 151, 152, 157-160, 161.

vent : 63, 67, 79, 92-93, 94-95, 101, 149.

vitesse de courant : 80, 131, 136-138, 140-141, 144, 145, 146, 153, 157-161, 162-163, 165.

vol (voir également dispersion)

hauteur de : 79, 106.

rapidité de : 80, 82, 83, 86-87, 92.

puissance de : 81, 84-86, 90, 91.

énergie nécessaire au : 83, 87, 89.

Volta noire : 15, 16, 17, 18, 19, 25, 41, 55, 85-86, 95, 96, 137, 139-140, 142, 143, 147, 159, 169.

Volta rouge : 18-19, 136-137.

Y

Yanaon : 144-146.

Z

Ziou : 18-19, 121, 136-137, 157.

IMPRIMERIE A. BONTEMPS

LIMOGES (FRANCE)

Dépôt légal : 2^e trimestre 1966

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

VU ET APPROUVÉ :

Orsay, le 11 Mai 1966

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

J. BERGERARD.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie

de Paris,

J. ROCHE.

